ISSN 0252-192X

Revision des Geléiides (Ciliophora, Karyorelictea)

Jean DRAGESCO



Stapfia 66

Revision des Geléiides (Ciliophora, Karyorelictea)

Jean DRAGESCO

Stapfia 66

ausgeliefert am:

26.11.1999

Stapfia	66	1-91	26.11.1999

Revision des Geléiides (Ciliophora, Karyorelictea)

Jean DRAGESCO

Abstract: **Revision of the geleiids (Ciliophora, Karyorelictea).**

Geleiids, fairly common mesopsammic ciliates, have been discovered late, viz. by KAHL in 1933. For more than 40 years, their infraciliature remained unknown. From 1975 to 1986, some progress has been made in the knowledge of the oral ciliature of a few species. Only since 1994 I was able to study the infraciliature of eight species and thus it was possible to revise the entire subclass Protoheterotrichia NOUZARÈDE 1977. Diagnoses of the family Geleiidae and of the genus *Geleia* are revised and improved. Six species of this genus are analysed or even completely redescribed: *Geleia simplex* (FAURÉ-FREMIET 1951), *G. decolor* (KAHL 1933), *G. major* (DRAGESCO 1954), *G. nigriceps* (KAHL 1933), *G. fossata* (KAHL 1933) and *G. swedmarki* (DRAGESCO 1954). The new genus *Gellertia* is characterized by a simplified adoral infraciliature, which is reduced to a row of two dikinetids (instead of the long polykineties of *Geleia*). The type species *Gellertia heterotricha* (DRAGESCO 1960) nov. comb. is described in detail. The new family Aveliidae is proposed embracing gigantic, cylindrical (vermiform) ciliates of which the oral infraciliature is characterized by the invariable presence of two paroral structures: an intrabuccal kinety and a series of polykineties bordering the buccal opening. Based on the different structure of the buccal infraciliature two genera are characterised: *Avelia* NOUZARÈDE 1977 and the new genus *Parduczia*. The diagnosis of the genus *Avelia* is impoved and three species are described: *Avelia multinucleata* nov. sp., *A. gigas* (DRAGESCO 1954) and *A. martinicense* (NOUZARÈDE 1975). The *Parduczia* species are giant, filiform ciliates with a very long buccal split. The adoral infraciliature shows four kineties: one intrabuccal and three peribuccal ones. Several species are redescribed in detail: *Parduczia orbis* (FAURÉ-FREMIET 1950) nov. comb., *P. murmanica* (RAIKOV 1962) nov. comb., *P. filiformis* (NOUZARÈDE 1977) nov. comb., *P. martinicense* (NOUZARÈDE 1977) nov. comb. and *P. arcachonense* (NOUZARÈDE 1965) nov. comb. Finally, the alpha-taxonomy of all geleiids is analysed as well as some data concerning their cytology. The systematic position of the geleiids in the class Karyorelictea and in the phylum Ciliophora is discussed (in correlation with some aspects of the mesopsammic invertebrate microfauna).

Key words: Mesopsammon, systematics, infraciliature, *Gellertia* nov. gen., *Parduczia* nov. gen., Aveliidae nov. fam.

Table des Matieres

Introduction et Historique

Les ciliés de la sous-classe des Protoheterotrichia sont assez fréquents dans les sables fins, marins ou saumâtres. Ils ont, pourtant, échappé aux protistologues durant près d'un demi-siècle, malgré leur taille souvent gigantesque et leur morphologie bien caractéristique.

Le genre *Geleia* a été découvert par KAHL (1933) qui en a figuré trois espèces. Suivant FJELD (1955) ce serait plutôt CALKINS (1926) qui l'a vu la première fois, car il a probablement présenté l'espèce *Geleia orbis* (ou toute autre espèce de forme allongée) sous le nom de *Lionotus procerus* PENARD 1927. FAURÉ-FREMIET (1950, 1951) retrouve l'espèce de KAHL, *Geleia decolor* et décrit deux nouvelles espèces *G. orbis* et *G. simplex*. DRAGESCO (1954) décrit ensuite plusieurs espèces de Géleiides, tandis que FJELD (1954) reprend l'étude *Geleia orbis*. DRAGESCO (1960) entreprend une révision des *Geleia*, en décrivant 15 espèces, dont sept nouvelles. RAIKOV (1960) re-décrit, à son tour, *G. orbis* et *G. nigriceps* puis présente la nouvelle espèce *G. murmanica*. BORROR (1963) apporte des précisions intéressantes sur *G. decolor* tandis que DRAGESCO (1963) ébauche la structure infraciliaire buccale, d'après des imprégnations par le protargol. FENCHEL (1966) aborde l'étude du régime alimentaire de quatre espèces de Géleiides. Enfin NOUZARÈDE (1975, 1977) consacre, aux Geleia, plusieurs années de travail. Sa volumineuse monographie est surtout centrée sur l'ultrastructure et sur la régénération expérimentale des Géleiides mais reste l'ouvrage de base pour la connaissance de ces ciliés. NOUZARÈDE a pu, pour la première fois, obtenir quelques bonnes imprégnations de l'infraciliature buccale de plusieurs espèces mais sans leur accorder l'intérêt qu'elles méritaient. DRAGESCO & DRAGESCO-KERNÉIS (1986) apportent quelques précisions sur l'infraciliature de quelques espèces de Cotonou (Afrique) tandis que RAIKOV (1984) étudie l'ultrastructure de l'appareil nucléaire de *Geleia orbis*, puis les pigmentocystes de quelques espèces, dans un travail d'ensemble sur les extrusomes des Karyorelictea (RAIKOV 1992). Tout récemment, AL-RASHEID (1997) signale l'existence de *l'Avelia martinicense* NOUZARÈDE 1997 dans les sables d'Arabie.

Malgré tous ces travaux et la description d'un peu plus de 20 espèces (CAREY 1992), les Géleiides sont restées très mal connus, leur étude systématique étant très confuse car leur infraciliature buccale et somatique imparfaitement connue. En fait, les Géleiides nécessitaient un travail de révision, aussi poussé que possible, basé sur la connaissance détaillée de la morphologie fine et de la morphométrie statistique.

C'est ce que nous avons essayé d'entreprendre, dans le présent travail, aussi bien en réétudiant nos préparations de 1963 et de 1965 (encore inédites) ou celles de 1978-81 (obtenues à Cotonou, DRAGESCO & DRAGESCO-KERNÉIS 1986) qu'en reprenant de nouvelles recherches concernant les divers morphotypes rencontrés dans la région de Sète (près de Montpellier, Méditerranée) entre 1994 et 1998. Cette étude nous a permis de mieux comprendre la structure de ces ciliés et nous a obligé de revoir entièrement leur taxonomie, à tous les niveaux. Pourtant, malgré le gros effort qu'il a nécessité, le présent travail ne peut être considéré que comme une étape dans la connaissance des Géleiides. Des espèces importantes restent encore mal connues, l'étude de la stomatogénèse étant indispensable pour la compréhension des structures décrites.

Matériel et Techniques

Matériel : Les espèces de la famille des Geleiidae se rencontrent, assez souvent, dans divers sables marins, des plages de Sète (près Montpellier, France) mais jamais en grand nombre (à l'exception – parfois – de *Geleia major*). Par contre, cette même espèce, ainsi que tous les morphotypes de la famille des Aveliidae peuvent être obtenus, par dizaines de milliers, dans des endroits précis de l'étang de Thau. Cet étang se trouve au nord-est de la petite ville de Sète. Long de 19 km (superficie de 7500 hectares) l'étang de Thau est peu profond : 4,5 mètres, en moyenne (sa salinité est normale : 35 ‰ avec des variations allant de 33,5 à 37,5 ‰ suivant l'époque de l'année). La faune qui s'y trouve est d'origine marine, et une importante industrie conchyliologique s'y est développée. Nous avons pu bénéficier, trois années durant, de l'aide du maître plongeur Mr Cantou, de la Station Méditerranéenne de l'Environnement Littoral de Sète. Les prélèvements ont été faits sur des plages immergées, à des profondeurs allant de 0,50 m à 2,50 m. Il s'agit de sables fins (sur support vaseux) sur le littoral nord, près d'une conserverie (à seulement 15 à 20 mètres du rivage). La densité maximale des Géleiides a été rencontrée près du rivage et à faible profondeur : 0,60 m à 1,20 m environ. Les sables recueillis par le maître plongeur, sont riches en matières organiques et leur faune microscopique est largement dominée par les nématodes et les ciliés géants (des genres *Geleia*, *Avelia* et *Parduczia*), avec quelques Trachelocercides et un petit pourcentage de *Remanella multinucleata*. Dès qu'on s'éloigne du rivage, à des profondeurs de 2 m à 2,50 m, la richesse faunistique baisse brusquement, certains échantillons étant même pauvres en ciliés. Par contre, vers 75 cm de profondeur, les sables recueillis peuvent montrer la plus extraordinaire concentration de Géleiides géants, que nous ayons jamais rencontré, densité à vrai dire incroyable. Le lendemain de la récolte, les sables superficiels de nos bocaux constituent une véritable culture naturelle de dizaines de mille de *Parduczia*, *Avelia* et *Geleia* (le plus souvent des formes géantes, mesurant de 1500 à 4000 µm de long). Le spectacle, en boîte de PETRI, est stupéfiant. Par la suite, ces ciliés se multiplient dans les bocaux de prélèvement et l'équilibre entre les espèces se modifie. Même un mois après la récolte, on peut toujours recueillir des milliers d'individus des trois à quatre espèces habituelles. Les Géleiides de l'étang de Thau continuent à vivre et à prospérer dans les couches supérieures des bocaux de récolte, jusqu'à 50 jours en été (par des températures de +28°C) et plus de trois mois, en automne (températures allant de +19°C à +21°C). Après de si longues durées de temps, les sables sont devenus pratiquement azoïques. Les nématodes et les autres Métazoaires ont disparu mais les Géleiides sont toujours là. Le sable devient rapidement tout noir (quoique l'eau surnageante soit changée tous les huit à dix jours) et l'odeur du S_2H est très perceptible. Ces Géleiides se sont montrées dans nos bocaux peu sensibles au manque d'oxygène. Elles semblent être aussi bien eurythermes qu'euryhalines. Ce sont, sans aucun doute, des saprobiontes. NOUZARÈDE (1977), a cultivé, sans problèmes, des Géleiides variées en aquariums dont l'eau était renouvelée périodiquement (toutes les semaines, le milieu était enrichi avec des cultures de *Phaeodactylum tricornutum*, diatomée élevée sur le milieu MIQUEL-ALLEN). Les Géleiides on pu être aussi cultivées durant deux années et demie (le nombre des ciliés restant toujours aussi dense malgré le prélèvement de milliers de cellules, pour l'étude de leur régénération).

De nouvelles techniques de culture des ciliés Karyorelictea (AL-RASHEID & FOISSNER 1999) nous offrent des horizons nouveaux.

Imprégnations par le protargol : Le lecteur comprendra facilement notre déception de ne pas pouvoir pleinement bénéficier des énormes quantités de ciliés que nous avons pu conserver durant des mois. Nous aurions voulu entreprendre des imprégnations par le protargol, sur des milliers d'individus, afin d'étudier la stomatogénèse. Malheureusement notre taux de réussite pour imprégner les Géleiides géantes ne dépassant par 1,8 %, nous n'avons pu réussir à dépasser le stade de la description morphologique habituelle.

Depuis la découverte des *Geleia* par KAHL (1933) et jusqu'en 1963, on ne pouvait étudier ces ciliés autrement que sur le vivant. Comme la presque totalité des Karyorelictea, les Géleiides supportent très mal les méthodes de fixation usuelles : les cellules cytolysent ou se contractent et se déforment (avec cytolyses localisées). Les techniques d'imprégnations par l'argent de l'époque (KLEIN 1926, CHATTON & LWOFF 1930) étaient inopérantes, mais KAHL (1935), RAIKOV (1962), BORROR (1963) et DRAGESCO (1960) avaient pu observer sur le vivant, l'existence de deux champs ciliaires buccaux complexes. L'imprégnation par le protéinate d'argent (BODIAN 1937) ouvrit des horizons nouveaux sous l'impulsion de LOM (1962), DRAGESCO (1962) et TUFFRAU (1964). Dès 1963, DRAGESCO figura une des premières ébauches de l'infraciliature buccale d'une *Geleia* (après avoir fixé plus de 3000 cellules, en essayant des techniques de fixation inhabituelles, telles le formaldehyde non dilué, l'acide osmique à 4 % etc). C'est à NOUZARÈDE (1977) que revient le mérite d'avoir trouvé une technique permettant l'imprégnation, par le protargol, de quelques Géleiides. NOUZARÈDE procédait ainsi : il concentrait quelques dizaines ou centaines de cellules dans une salière et les recouvrait d'un volume égal de formaldehyde pure (à 30 %). Après quelques secondes d'action, il retirait une grande partie du liquide, afin de diluer le contenu de la salière avec de l'eau de mer (dans un rapport volumétrique : 4 à 1) Au bout de trois à quatre minutes, il aspirait la moitié du liquide, contenu dans la salière, pour y ajouter le même volume de solution saturée de sublimé (Mercure II-Chlorure). La post-fixation, au sublimé, pouvait varier de une à 12 heures. Nous avons essayé, dès 1994, la technique de NOUZARÈDE avec quelques résultats acceptables. Nous avons du raccourcir, au maximum, la durée de fixation (de cinq à dix minutes seulement) afin de faciliter le processus de blanchiment des cellules par l'hypochlorite de sodium. Cette méthode réussit **très rarement**, une partie des ciliés fixés cytolysent, totalement ou partiellement, sont terriblement distordus et se montrent difficile à blanchir. Nous avons donc essayé de nouvelles techniques. Notre fixateur D_4 (DRAGESCO 1996), qui donne d'excellents résultats avec la plupart des Karyorelictides ne nous a pas permis d'imprégner les Géleiides. Les petites espèces, du genre *Geleia*, peuvent **parfois** être correctement fixées par notre fixateur BOUIN enrichi (D_1) mais les gigantesques *Avelia* et *Parduczia* sont extrêmement difficiles à fixer. Nous avons essayé une vingtaine de variantes de liquides fixateurs, en partant de nos fixateurs de 1994 : D_2, D_3, D_4 mais sans succès. Finalement nous avons obtenu, **très rarement**, de très bons résultats avec le fixateur D_4, à peine modifié : glutaraldéhyde : 15 parts (ou gouttes), sublimé (sol. saturée) : 15 parts et acide acétique : deux parts. Pour éviter la cytolyse des cellules et diminuer les distorsions, nous concentrons 200 à 300 cellules, dans une salière, avec le minimum possible d'eau de mer et nous ajoutons, d'un coup, deux à trois cm^3 de fixateur (préparé au moment de l'emploi). Nous fixons le moins possible (environ 5 minutes) puis nous lavons et nous procédons au blanchiment, puis à l'imprégnation par le protargol. Nous devons, toutefois, admettre que cette technique n'est pas du tout satisfaisante car, sur *Avelia multinucleata*, le pourcentage de succès a été d'environ

1,8 % (6000 cellules fixées pour 100 cellules correctement imprégnées!) Toutes les espèces de la famille des Aveliidae (énormes cellules de 1,5 à 4 mm, très pigmentées, incroyablement contractiles) nous ont donné beaucoup de tracas et les quelques 25 ou 26 bonnes préparations obtenues ont représenté des centaines d'heures de travail. A l'heure actuelle, nous ne pouvons conseiller aucune méthode **reproductible** pour l'imprégnation des Aveliidae. Par ailleurs, nous pensons que l'une des difficultés majeures pour imprégner ces ciliés a trait au blanchissement par l'hypochlorite de sodium. Pour la grande majorité des ciliés, une solution à 0,5 % semble constituer la concentration idéale. Mais pour des ciliés de grande taille et après fixation par le sublimé, on obtient de meilleurs résultats avec une concentration de 0,7 à 0,9 % (établie à Roscoff avec le Prof. FOISSNER; FOISSNER & DRAGESCO 1996a, b); Pour éclaircir les grandes espèces des Aveliidae, nous avons du pousser la concentration jusqu'à 1,2 et 1,5 %, concentration qu'il ne faut pas dépasser. En fait, on ne peut blanchir, en même temps, la région antérieure, buccale, plus mince de la même façon que le corps cellulaire très épais. Lors des imprégnations des Géleiides, nous avons toujours utilisé aussi des ciliés témoins, qui subissaient le même traitement, notamment *Blepharisma japonicum* et divers Trachelocercides. Nous avons donc pu constater que, chaque fois que les Géleiides se montraient réfractaires à l'imprégnation (env. 98 % des cas), les espèces témoins étaient toujours imprégnées, souvent impeccablement, ce qui prouve bien que les Géleiides exigent un traitement particulier. Pour l'imprégnation proprement dite, par le protargol, la seule technique qui convient est celle de WILBERT (1975) car elle se prête admirablement à ces cellules géantes, et parce qu'elle permet surtout de contrôler dans la salière la qualité de l'imprégnation et de pouvoir rejeter, tout simplement, les ciliés non imprégnés (ce qui permet de gagner beaucoup de temps). On ne monte alors, sur lame, que les cellules qui méritent une étude ultérieure.

Les observations sur le vivant ont été faites, d'abord au binoculaire, dans des boîtes de PETRI, ensuite entre lame et lamelle, par compression graduelle des cellules, grâce à des cales en vaseline. La plupart des Géleiides se montrent résistantes et peuvent être observées, longuement, sans cytolyse. Malheureusement leur extrême contractilité nous interdit de les figurer ou de les mesurer en complète extension. Nous avons donc été obligés de mettre au point un microscope particulier, permettant de photographier de très grands champs (jusqu'à 12 mm de diamètre) avec une excellente résolution et des temps de pose allant de 1/500 à 1/1000 sec. Nous avons donc pu ainsi photographier les Aveliidae en boîte de PETRI en pleine extension. (Mais hélas nous n'avons adopté cette technique qu'à partir de juin 1998.) Les observations sur le vivant ont été complétées par des colorations post-vitales au vert de methyle-pyronine ou au bleu brillant de cresyle. L'étude de l'appareil nucléaire s'est montré difficile par suite de l'énorme épaisseur des Géleiides (jusqu'à 150µm pour les *Parduczia*) et de leur richesse en pigment noirâtre. Pour *Avelia multinucleata* nous avons du, soit observer les noyaux sur le vivant (où ils apparaissent en clair) soit après fixation au SAN-FELICE et coloration par la réaction nucléaire de FEULGEN. C'est ainsi que nous avons pu atteindre une valeur n = 149 pour réaliser l'histogramme de la Fig. 147.

Les dimensions gigantesques de certaines Aveliidae ont rendu très difficile la réalisation des dessins à la chambre claire, car par suite de contraction, les cinétosomes deviennent très denses et pour comprendre la structure infraciliaire buccale, qui s'étend parfois sur 180 µm, il faut réaliser toute une série de dessins à diverses échelles. L'obtention des données morphométriques a été tout aussi délicate

et pour les espèces qui ondulent ou s'enroulent en cercle, l'usage du curvimètre, sur photographies, s'est montré indispensable. Les dessins, à la chambre claire, ont été réalisés aux grossissements finaux de : 92, 235, 608, 1280 et 2580 et les photographies ont subi des grandissements de 29, 50, 95, 145, 230, 623, 1246 et 2375.

Dépôt de lames contenant des néotypes : Deux lames, contenant la plupart des individus figurés dans ce travail, imprégnés par le protargol, ont été déposés dans la collection de Oberösterreichisches Landesmuseum de Linz (Autriche).

Morphologie et Taxonomie des Géleiides

Suivant PUYTORAC (1994) la sous-classe des Protoheterotrichia NOUZARÈDE (1977) se caractériserait par un corps contractile, allongé, à région antérieure en bec portant la bouche ventrale. Le champ buccal droit serait constitué par plusieurs rangées de cinétosomes ciliés tandis que le champ buccal gauche serait anarchique ou formé de rangées obliques de paires de cinétosomes; en général, présence de mucocystes et des corpuscules pigmentaires corticaux. Toutes les espèces présenteraient des myonèmes longitudinaux à connexions transversales, elles sont marines ou d'eau saumâtre.

NOUZARÈDE (1977) avait défini, de la façon suivante, **l'ordre des Protoheterotrichida** : Ciliés allongés, généralement de grande taille et mésopsammiques. Fente buccale en position méridienne, apicale ou sub-apicale. Ciliature buccale comprenant des "membranelles" plus ou moins étroites à gauche et/ou à droite. Ciliature somatique du type holotriche. Fibres post-ciliaires très développées. Nombreux mucocystes, généralement pigmentés en brun, à la surface des crêtes intercinétiques. Myonèmes longitudinaux, logés dans ces crêtes et réunies par des myonèmes transversaux plus profonds. Appareil nucléaire relativement petit avec macronuclei (le plus souvent deux) pauvres en ADN. Stomatogénèse de l'opisthe, par régénération, après séparation d'avec le proter, qui conserve l'ancienne bouche.

Cette diagnose est meilleure, elle convient, **partiellement** au Géleiides telles que nous les connaissons aujourd'hui, mais ne justifie pas totalement la dénomination de Protoheterotrichida qui laisse supposer que ces ciliés seraient des ancêtres supposés des Hétérotriches.

Nous voyons peu d'arguments valables en faveur d'une parenté quelconque entre les Géleiides et les Hétérotriches. Le seul argument de quelque poids, concerne l'ultrastructure corticale mais il peut s'agir de simple convergence donc guère convaincant. NOUZARÈDE admet que les Géleiides portent des "membranelles" gauches ou droites(?), qui autoriseraient de classer ces ciliés parmi les Polyhymenophora. En fait, les polycinéties de la famille du Geleiidae rappellent les para-membranelles, leur cils agissant de concert, comme chez les Polyhymenophora. Ce ne sont pourtant pas de vraies para-membranelles et elles ne peuvent même pas non plus représenter une forme "primitive" de ces structures. En effet, toutes les membranelles, des ciliés dits supérieurs, sont toujours en position adorale (ciliature buccale gauche) tandis que chez les Géleiides on connait aussi bien des genres avec des polycinéties adorales que des genres où ces polycinéties, a aspect de

membranelles, sont en position parorale (ciliature buccale droite). Il s'agit donc simplement de champs ciliaires buccaux dont la disposition, trop variable, ne peut guère évoquer des para-membranelles. La structure infraciliaire buccale des Géleiides, telle que nous la décrivons dans ce travail, ne semble présenter aucune ressemblance avec la ciliature orale des Hétérotriches. On a aussi mis en parallèle le fait que les Hétérotriches possèdent, presque tous, des mucocystes pigmentés (pigmentocystes) généralement sous-cuticulaires, parfois aussi endoplasmiques. Les Géleiides montrent toute une gamme de pigmentocystes de taille et de couleur variées, mais ces extrusomes sont également répandus chez la plupart des Trachelocercides. Par ailleurs, RAIKOV (1992) a prouvé que les Karyorelictea possèdent de très nombreux types d'extrusomes, généralement différents de ceux des ciliés dits "modernes" : nematocystes, orthonematocystes, une sorte d'haptocystes, rhabdocystes, ampullocystes etc. Les extrusomes les plus courants sont les pigmentocystes (de divers types) qu'on retrouve dans tous les genres importants des Karyorelictides : *Trachelocerca*, *Tracheloraphis*, *Trachelolophos*, *Loxodes*, *Remanella*, *Geleia* etc. Ce sont les seuls extrusomes qui peuvent rappeler, jusqu'à un certain point, les mucocystes pigmentés des *Stentor* ou des *Blepharisma*. Par ailleurs, on sait que les extrusomes sont des organites **très anciens** ("primitifs") car on les retrouve aussi bien chez les euglenides que chez les péridiniens. Il serait donc abusif de tirer des conclusions phylogénétiques à partir de la présence ou de l'absence d'extrusomes. NOUZARÈDE rappelle aussi que les Géleiides et les Hétérotriches sont particulièrement résistants à l'H_2S mais cette caractéristique est commune à tous les ciliés saprobiontes, quelle que soit leur position taxonomique. Finalement, les seuls arguments qui peuvent faire penser à une parenté possible entre les Géleiides et les Hétérotriches sont de nature ultra-structurale (au niveau du cinétosome et de ses fibres annexes) ainsi que quelques données de biologie moléculaire, au demeurant encore incertaines.

Toutefois, quelques travaux récents (HIRT et al. 1995, HAMMERSCHMIDT et al. 1996, FOISSNER 1998) s'accordent pour penser qu'il existe des liens assez étroits entre des Hétérotriches aérobiques et les Karyorelictides, qui pourraient même constituer un groupe monophylétique (précisons que ces recherches n'ont concerné que certains Karyorelictides mais aucun Protohétérotriche). Nous discuterons, plus loin, les problèmes concernant les affinités des Géleiides avec les autres Karyorelictides.

Nous conservons donc la **sous-classe des Protoheterotrichia** mais nous proposons une nouvelle diagnose : Ciliés Karyorelictides typiques à nombre généralement très réduit de macronoyaux (rapport nucléo-plasmique extrêmement bas), cellules de grande ou très grande taille (souvent gigantesque : >1500 µm). Forme allongée à filiforme. Forte contractilité, due à des myonèmes longitudinaux et transversaux. Présence de pigmentocystes (de couleur brun clair à brun noir) en position sous-cuticulaire ou endoplasmique (péri-nucléaire). Cinéties longitudinales constituées de dicinétides (présentant un seul cil, antérieur). Fibres post-ciliaires développées. Bouche ventrale, sub-apicale plus ou moins allongée en fente. Ciliature buccale assez complexe, comprenant des polycinéties disposées en position adorale ou parorale; stomatogénèse encore mal connue.

Ordre des Protoheterotrichida NOUZARÈDE 1977

Présentant les caractéristiques de la sous-classe (définie ci-dessus)

Famille des Geleiidae FOISSNER 1998

Nouvelle définition : Les Geleiidae sont des ciliés de grande taille (L = 200-1000 µm), de forme cylindroïde, avec une région apicale plus amincie, souvent en forme de bec. Léger aplatissement latéral du corps. Les Geleiidae se caractérisent très nettement par leur infraciliature buccale : du côté adoral, une série de polycinéties (appelées, à tort, membranelles par divers auteurs) constituées de 5 à 15 dicinétides dont les cils (issus du cinétosome antérieur) sont assez longs et battent en synchronisme. Ces polycinéties adorales constituent un champ, formant un arc de cercle (des némadesmes sont rattachées aux cinétosomes postérieurs des dicinétides). Du côté paroral, une cinétie buccale interne (constituée de dicinétides à cinétosome antérieur cilié), continuation de la cinétie somatique ventrale centrale (n = 0), qui se poursuit au-dessus de l'ouverture buccale, séparant ainsi les cinéties somatiques gauches et droites. Cette cinétie parorale interne est entourée par deux autres structures : un petit champ constitué par de courtes polycinéties généralement très obliques, dont la disposition exacte varie d'une espèce à une autre. L'ensemble des cinéties parorales sont à l'origine d'importantes fibres post-ciliaires et retrodesmales qui constituent une lèvre droite, dense, argyrophile (s'imprégnant fortement par le protargol). Les pigmentocystes des Geleiidae sont souvent moins nombreux et moins intensément colorés en brun que chez les Aveliidae. L'appareil nucléaire est constitué par deux macronoyaux et un micronoyau intercalaire. Le double réseau de myonèmes est toujours présent mais la contractilité générale est un peu plus faible que chez les genres nématomorphes (Aveliidae).

Genre *Geleia* FOISSNER 1998

Diagnose : Le genre *Geleia* présente les caractères de la famille des Geleiidae. Il se distingue du genre *Gellertia* par la présence constante d'une série de polycinéties adorales, constituées par un assez grand nombre de dicinétides.

Le genre *Geleia* a été crée par KAHL (1933) qui a décrit trois espèces nouvelles, en omettant de préciser laquelle était l'espèce-type du nouveau genre. Ce genre est donc non valide, en accord avec l'article 13b de l'I.C.Z.N. (International Commission of Zoological Nomenclature 1985). Les chercheurs qui ont retrouvé les espèces de KAHL, et quelques autres, n'ont pas remarqué cette irrégularité. FOISSNER (1998) a donc du déclarer le genre *Geleia* KAHL 1933 comme étant nomen nudum mais a gardé le nom adopté par KAHL, afin d'éviter de créer, inutilement, de nouveaux noms. FOISSNER a choisi *Geleia fossata* (KAHL 1933) comme espèce type du genre.

Les *Geleia* correspondent, en tous points, à le diagnose du genre. Les différences entre les espèces sont mineures (souvent surtout d'ordre morphométrique). Beaucoup d'espèces décrites ne sont, probablement, que des morphotypes dont on ignore encore la position systématique exacte.

Nous avons essayé d'identifier les *Geleia*, dont nous avons pu étudier l'infraciliature, à des espèces déjà décrites même si la ressemblance n'est qu'approximative (nous avons agi de la même façon avec les Trachelocercidae, FOISSNER & DRAGESCO 1996a, b).

Geleia simplex (FAURÉ-FREMIET 1951) FOISSNER 1998 (Figs. 1-18; Table 1)

Geleia simplex a été découverte par FAURÉ-FREMIET 1951 dans les sables fins de Cape Cod (USA). D'après cet auteur, l'espèce se caractériserait par sa petite taille (230 à 400 µm), l'absence de "bec" antérieur, la position haute de la bouche (près de l'apex de la cellule) et la présence d'une vacuole postérieure importante. *G. simplex* a peut-être été revue à trois ou quatre reprises, encore que son identification soit incertaine. BORROR (1972) pense l'avoir retrouvé, mais les spécimens étudiés par lui ne mesuraient que 150 à 200 µm; la description trop brève de BORROR correspond peu aux descriptions ultérieures. DRAGESCO & DRAGESCO-KERNÉIS (1986) ont appelé *G. simplex* une espèce étudiée à partir de sables saumâtres de Cotonou (Bénin, Afrique), mais cette population s'est montrée assez différente du morphotype du Cape Cod. Tout dernièrement (1998), nous avons repris l'étude des préparations (imprégnations par le protargol) d'une espèce que nous avions appelée *G. swedmarki* (DRAGESCO 1963) et que nous avions bien mal comprise il y a 36 ans. Par la même occasion, nous avons retrouvé des préparations inédites de Roscoff (1965) que nous n'avions jamais étudiées.

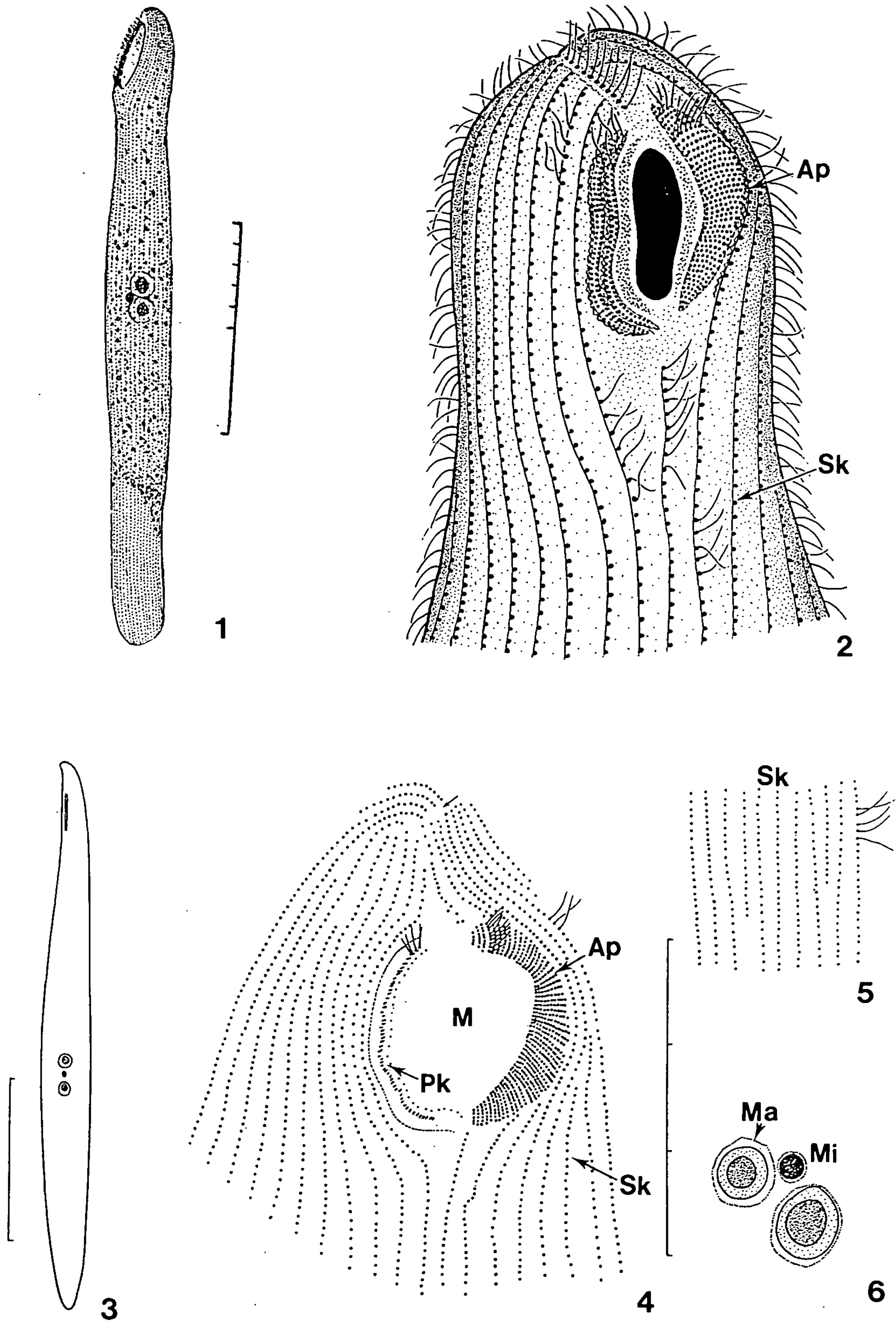
Redescription: Deux variétés ont fait l'objet de ces études. Nous ne possédons pas assez de spécimens, bien imprégnés, pour les différencier nettement (c'est pourquoi nous n'avons publié que la morphométrie de la variété de Cotonou, Table 1).

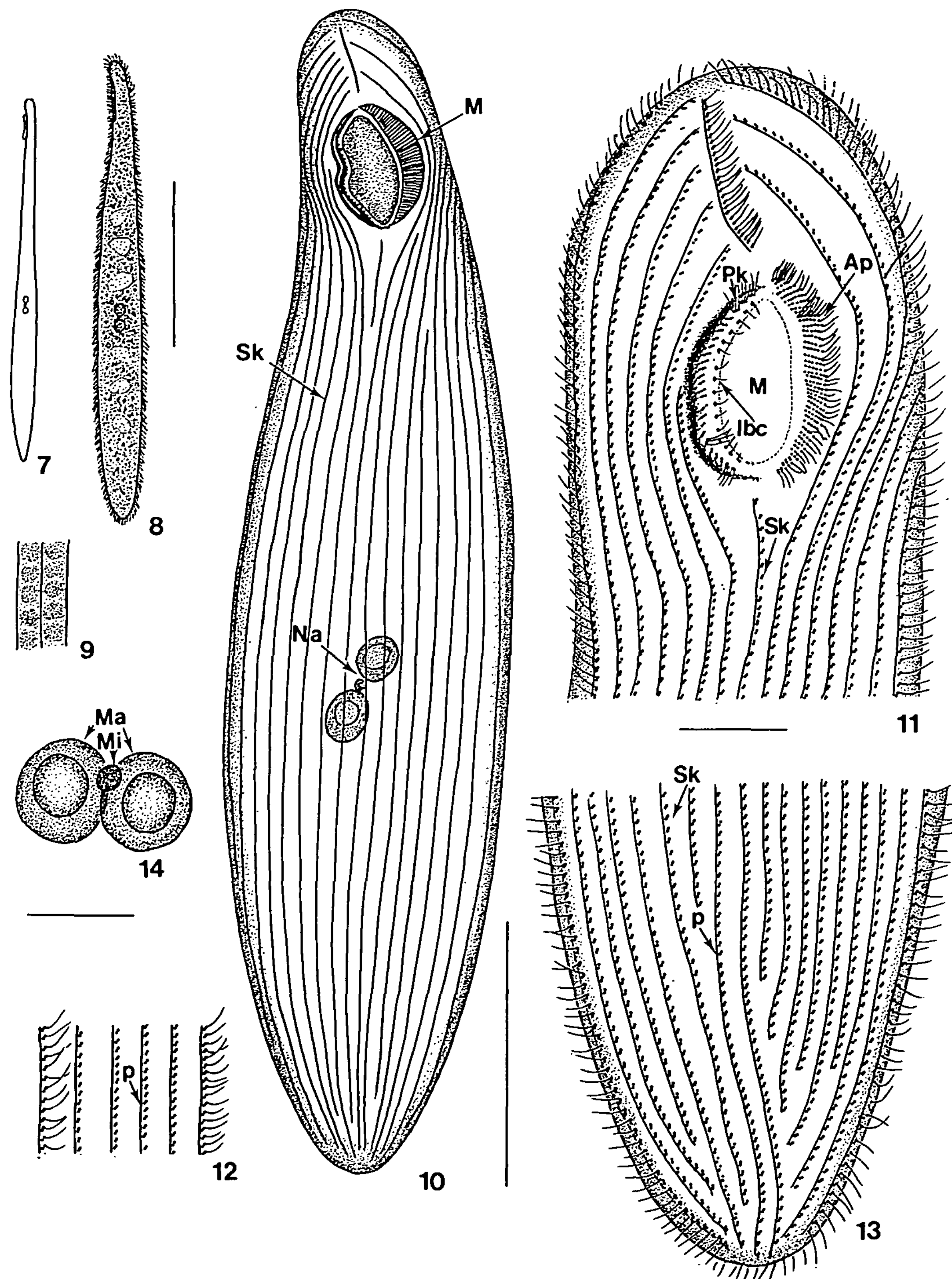
Variété I (Cotonou)

La cellule est de forme cylindrique et sa longueur varie de 260 à 400 µm sur le vivant (170 à 249 µm sur spécimens fixés). *G. simplex* est plutôt transparente, malgré la présence de très petits pigmentocystes peu colorés (en brun clair). Les cinéties sont méridiennes, constituées de dicinétides (dont seul le cinétosome antérieur est cilifère). La cinétie ventrale centrale semble se continuer sur le pourtour de la cavité buccale (cinétie parorale intrabuccale), puis repart vers l'apex de la cellule. Sur son trajet, vers l'apex, les dicinétides sont plus serrées et porteuses de cils plus longs. Cette cinétie (qu'on peut appeler n° 0) constitue une zone sécante sur laquelle viennent buter les cinéties somatiques gauches et droites (à l'apex de la cellule, les cinéties droites sont plus longues et créent une petite suture antérieure, Fig. 4). Le nombre des cinéties varie de 38 à 48 (moyenne : 43). A 17 µm de l'apex de la cellule, s'ouvre la fente buccale qui est relativement petite (et qui peut devenir quasi circulaire, lors de son ouverture maximale). L'infraciliature **adorale** est constituée par toute une série de polycinéties, disposées en forme de croissant (Fig. 4). Ces polycinéties sont constituées de dicinétides, reliées entre elles par des fibres; seul le cinétosome antérieur est cilié. Le champ adoral est constitué de 58 à 68 polycinéties, presque parallèles, portant de deux à 14 dicinétides (Fig. 4). L'ouverture buccale est une fente allongée, devenue ovoïde sur les cellules fixées. L'infraciliature buccale **parorale** est plus

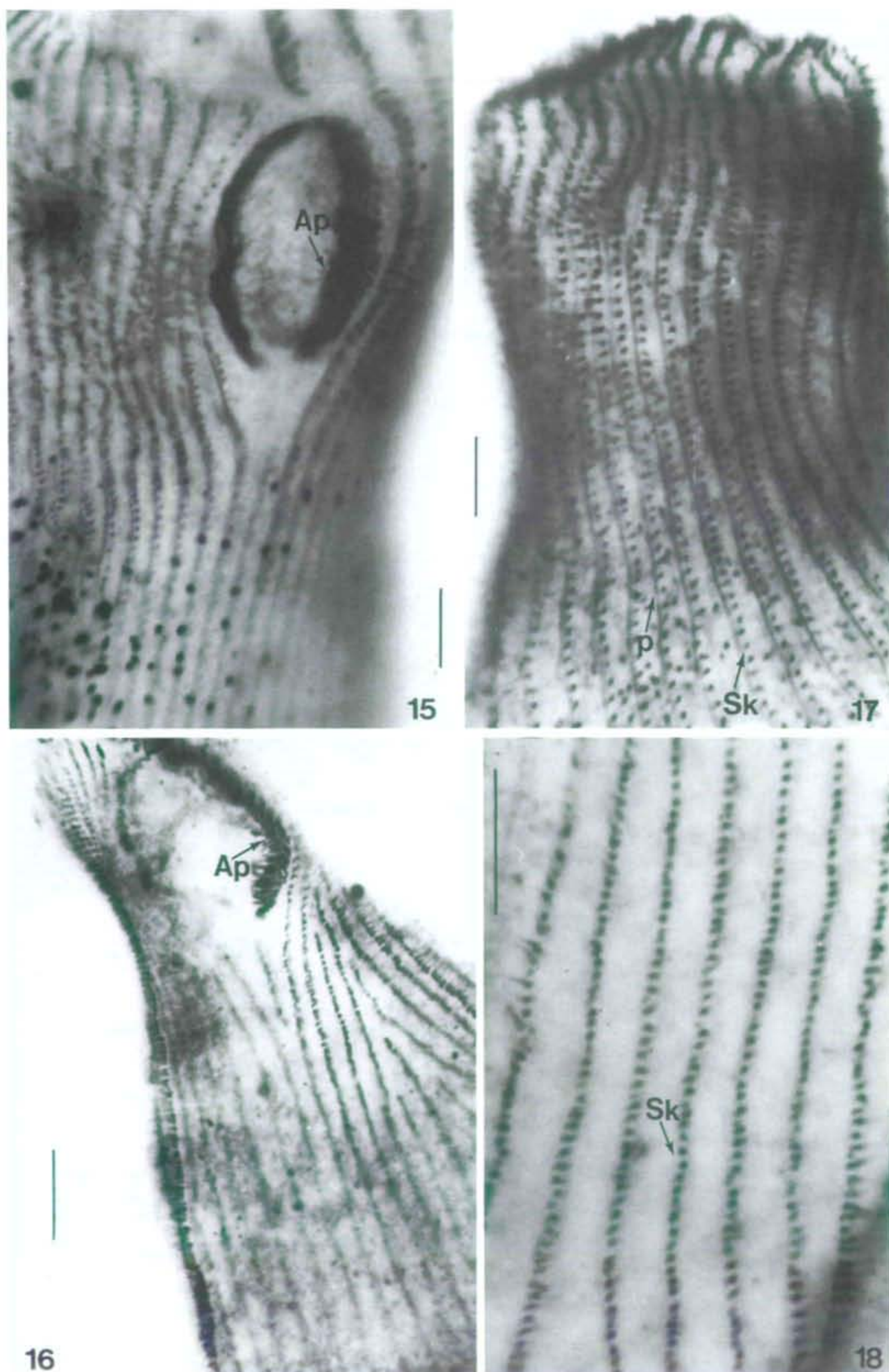
---

Figs. 1-6: *Geleia simplex* (1 from FAURÉ-FREMIET 1950; 2 from DRAGESCO 1963; 3-6 from DRAGESCO & DRAGESCO-KERNÉIS 1986). **1**: as seen from life (at Cape Cod). **2**: antero-ventral infraciliature, first tentative protargol impregnation. **3**: shape of Benin population, from life. **4**: ventral and oral infraciliature, better protargol impregnation; the dikinetids have been figured as single kinetosomes. **5**: somatic ventral infraciliature. **6**: nuclear apparatus. Scale bar = 100 µm (Figs. 1, 3), 30 µm (Fig. 4). Ap: adoral polykineties, M: mouth aperture, Ma: macronucleus, Mi: micronucleus, Pk: paroral kineties, Sk: somatic kineties.

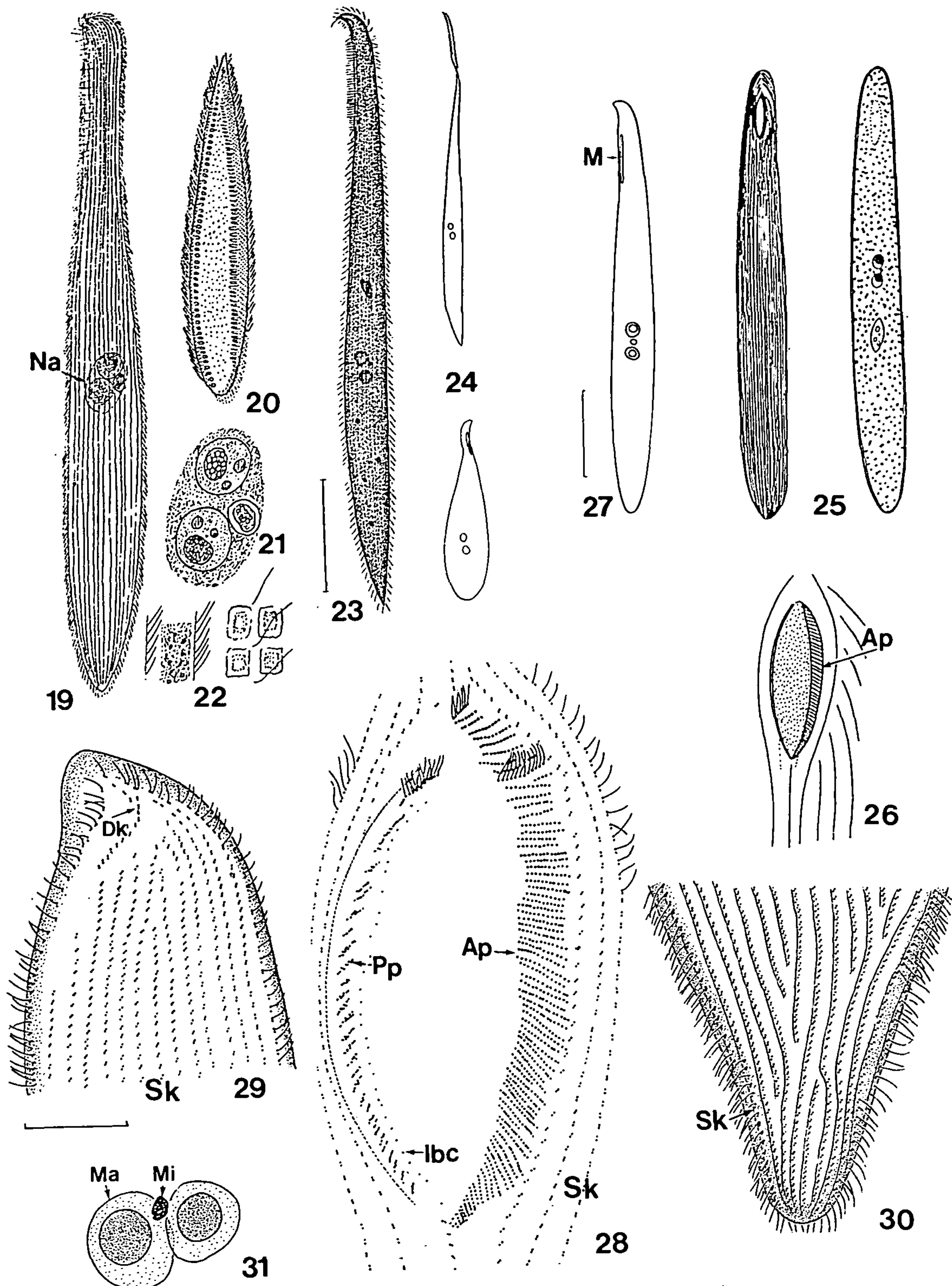

1
Ap
Sk
2
Sk
Ap
M
Pk
Sk
5
Ma
Mi
3
4
6



Figs. 7-14: *Geleia simplex*, original drawings from 1963 and 1965 slides of Roscoff. **7**: general shape in full extension, from life. **8**: slightly contracted, from life. **9**: interkinetic mucocysts, from life. **10**: diagram of the ventral infraciliature. **11**: buccal infraciliature. **12**: somatic infraciliature. **13**: ventral caudal infraciliature. **14**: nuclear apparatus. Scale bars = 100 µm (Fig. 8), 50 µm (Fig. 10), 10 µm (Figs. 11-13). Ap: adoral polykineties, Ibc: intrabuccal kinety, M: mouth aperture, Ma: macronucleus, Mi: micronucleus, Na: nuclear apparatus, p: postciliodesmata, Pk: paroral kineties, Sk: somatic kineties.



Figs. 15-18: *Geleia simplex*, protargol impregnations from 1963 and 1965 (originals). **15**: ventral and buccal infraciliature. **16**: general ventral infraciliature. **17**: antero-dorsal infraciliature. **18**: ventral dikinetids. Scale bars = 10 µm. Ap: adoral polykineties, p: postciliodesmata, Sk: somatic kineties.



Figs. 19-31: *Geleia decolor* (19-22 from KAHL 1933; 27-29, 31 from DRAGESCO & DRAGESCO-KERNÉIS 1986; 30: original). **19**: general shape. **20**: buccal ciliature. **21**: nuclear apparatus. **22**: mucocysts. **23**: general shape, from life. **24**: maximum extension and full contraction (from DRAGESCO 1960). **25**: general morphology and **26**: mouth ciliature (as seen by BORROR 1962). **27**: general shape. **28**: buccal infraciliature. **29**: left side apical. infraciliature with dimple. **30**: ventral terminal infraciliature. **31**: nuclear apparatus. Scale bars = 100 µm (Figs. 23, 27), 10 µm

discrète mais plus complexe : une cinétie intrabuccale parorale est constituées de dicinétides (dont seul le cinétosome apical est cilifère). Cette cinétie semble être la continuation de la cinétie somatique ventrale médiane (qui se prolonge jusqu'à l'apex de la cellule). L'orientation des dicinétides change au niveau de la cavité buccale, les cils sont plus raides et plus courts. A droite de la cinétie parorale interne on observe (avec difficulté, les imprégnations n'étant jamais parfaites) de petites cinéties obliques, constituées par deux à quatre (le plus souvent trois) dicinétides porteuses de cils. Ces cinéties pourraient être l'équivalent d'une cinétie parorale fragmentée. Les fibres, issues de cet ensemble infraciliaire paroral, donnent naissance à ce que nous appellerons une zone dense (très argyrophile), en forme de "croissant", qui, d'après NOUZARÈDE (1977), serait due à une remontée, vers la lèvre buccale droite, des fibres postciliaires et retrodesmales, formant un bourrelet birefringent. Nous avons un peu insisté sur la ciliature buccale de *G. simplex* car on retrouve ces mêmes structures chez toutes les Geleiidae. L'appareil nucléaire est du type que nous appellerons "standard" : deux macronoyaux sphériques (longs de 6,5 à 10 µm et larges de 5,5 à 9 µm) et un petit micronoyau intercalaire (ϕ : deux à trois µm). Les macronoyaux sont pourvus de grandes sphères centrales, constituées de protéines et d'ARN (RAIKOV 1984, 1994) et de seulement quelques petits chromocentres.

Variété II (Roscoff)

Les spécimens étudiés à Roscoff (1963 et 1965) sont de taille semblable (longueur 150 à 460 µm, sur le vivant). Leur forme est très proche de celle de la variété I avec, toutefois, un apex plus arrondi. Le nombre de cinéties varie de 32 à 46. La variété II se caractérise très nettement par une ouverture buccale plus petite : 15 à 25 µm de long et par son infraciliature adorale, constituée de seulement 36 à 50 polycinéties comportant peu de dicinétides, de deux à huit. Les détails de l'infraciliature générale et des structures parorales sont perceptibles sur les Figures 10-13. L'appareil nucléaire est du type standard.

Table 1. Morphometric characteristics of *Geleia simplex*, variety I, measurements in µm.

Character	$\bar{x}$	M	SD	SE	CV	Min	Max	n
Body, length (fixed cells)	227.0	223.0	29.23	5.45	12.8	170	290	30
Body, width (fixed cells)	57.0	60.0	8.19	1.50	14.4	35	75	30
Somatic kineties, number	42.6	42.0	2.83	0.94	6.6	38	48	10
Apex to mouth, distance	17.4	17.5	4.01	1.21	23.0	10	24	12
Mouth, length	23.8	23.0	3.63	1.07	15.2	18	32	17
Mouth, width	17.0	16.0	3.05	0.92	17.9	13	22	17
Macronucleus, length	8.4	8.0	1.23	0.32	14.7	6	10	15
Macronucleus, width	7.1	7.0	0.91	0.24	12.8	5	9	15
Adoral polykineties, number	62.0	62.5	3.05	1.01	4.9	58	68	10
Adoral polykineties, number of dikinetids	8.0	8.0	2.93	0.54	36.7	2	14	30
Dikinetids, number in 10 µm	11.4	12.0	2.83	0.54	24.9	6	16	28
Spacing between kineties	2.7	2.0	1.21	0.23	44.9	1	5	27

(Fig. 29). Ap: adoral polykineties, Dk: dimple kinety, Ibc: intrabuccal kinety, M: mouth aperture, Ma: macronucleus, Mi: micronucleus, Na: nuclear apparatus, Pp: paroral kineties, Sk: somatic kineties.

Discussion : *Geleia simplex* a été sommairement décrite par FAURÉ-FREMIET (1951) uniquement sur le vivant. L'aspect général du morphotype, décrit par cet auteur, correspond assez peu aux deux variétés qûe nous venons de décrire. En effet, nos variétés I et II sont plus pointues postérieurement, leur bouche est très nettement sub-apicale et nous n'avons pas vu de grande vacuole terminale. Nous pensons donc que nous devons, **provisoirement**, réunir sous l'appellation *Geleia simplex* trois morphotypes distincts, quoique relativement proches par leur petite taille et leur forme générale. Nous ne connaissons pas assez la variabilité intraspécifique des *Geleia* pour pouvoir tenter de mieux définir les trois morphotypes en cause, qui ont été étudiés sur un trop petit nombre d'individus. Ces morphotypes ne correspondent à aucune des autres espèces de *Geleia* qui sont toutes plus grandes et pourvues d'un "bec" apical apparent ainsi que d'une fente buccale plus importante.

Geleia decolor **(KAHL 1933) FOISSNER 1998 (Figs. 32-40; Table 2)**

KAHL (1932, 1933) a publié une excellente image de cette *Geleia*, de taille moyenne. Il a même figuré, avec une étonnante précision, l'infraciliature buccale de cette espèce, sur le vivant (Fig. 20), les polycinéties adorales sont clairement dessinées. *G. decolor* devrait être une espèce commune. Elle n'a été pourtant signalée que par peu d'auteurs. DRAGESCO (1960) la figure pourvue d'une région postérieure plus pointue. La *Geleia decolor* dessinée par FAURÉ-FREMIET (1950) est certainement une autre espèce plus grande (jusqu'à 800µm), plus allongée et bien pointue postérieurement. La caractéristique principale de *G. decolor* consisterait dans la présence de petits mucocystes, à peine teintés en brun clair.

Geleia decolor est une espèce de forme cylindroïde, légèrement aplatie latéralement, présentant une région apicale pourvue d'un bec distinct. Très contractile, *G. decolor* est de taille moyenne : longueur environ 600 µm, sur le vivant (en extension), de 240 à 425 µm (moyenne 310) sur cellules fixées. La largeur est encore plus variable, suivant le degré de contraction de la cellule, allant de 35 à 80 µm. Les cinéties sont disposées parallèlement, suivant l'axe médian de la cellule et sont constituées de dicinétides assez rapprochées (jusqu'à 17 par 10µm de longueur), le cinétosome antérieur portant un cil. Le nombre des cinéties varie de 40 à 48. Elles sont très apparentes par suite de la présence de forts rubans post-ciliaires (postciliodesmata) qui longent le côté droit des dicinétides (Figs. 33, 36). Le double jeu de myonèmes (longitudinales et transversales) n'a pas été mis en évidence par nos imprégnations. La fente buccale est sub-apicale (à environ 25 µm de l'apex de la cellule). La longueur varie de 27 à 54 µm et la largeur de 10 à 34 µm !, car l'ouverture buccale est très contractile et peut s'ouvrir jusqu'à devenir circulaire (Fig. 34). L'infraciliature orale est du même type que chez *G. simplex*. Du côté **adoral**, on observe 70 à 85 polycinéties, constituées de trois à 16 dicinétides. En fait, sur la plupart des préparations, on ne voit qu'un seul grain ciliaire imprégné mais, parfois, on distingue sa dualité (qui a été parfaitement vue par NOUZARÈDE (1977) en microscopie électronique sur plusieurs espèces de Géleiides). Ces polycinéties, à ciliature très dense, sont à peu près parallèles entre elles, mais s'écartent davantage, dans leur portion terminale, de manière à former un champ ciliaire en forme d'arc de cercle (Fig. 34). Les cils adoraux sont assez longs et fonctionnent à la manière des membranelles. Les cinéties somatiques, de la région ventrale gauche, contournent le champ de polycinéties adorales. Du côté **paroral**, on remarque d'abord la cinétie parorale interne, qui n'est –

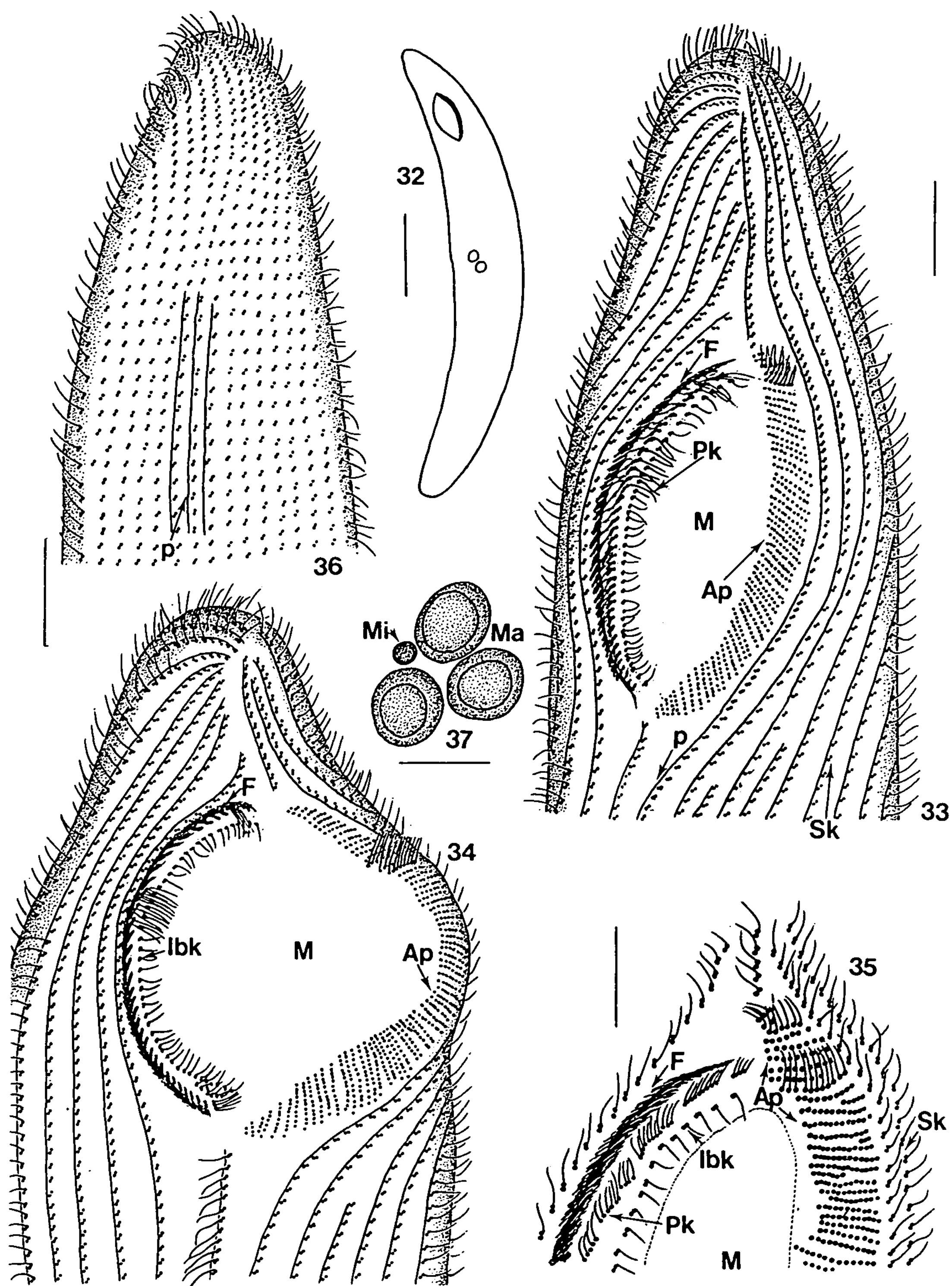
en fait – qu'un segment, incurvé en arc de cercle, de la cinétie médiane ventrale (n° 0) qui continue son chemin jusqu'à l'apex de la cellule. Durant son trajet intra-buccal, les dicinétides prennent une orientation différente (Figs. 33-35); le cil, issu de leur cinétosome antérieur, est plus court, plus raide et dirigé vers l'intérieur de la bouche. A droite de la cinétie parorale interne, on observe de courtes polycinéties plus espacées et moins organisées que dans la région adorale. Comptant de quatre à 12 cinétosomes (le plus souvent trois à cinq seulement), ces polycinéties ont une orientation presque parallèle à l'ouverture buccale. Elles semblent toujours reliées à ce que nous appelons une "zone dense" (fortement imprégnée par le protargol), qui serait constituée de fibres post-ciliaires et retrodesmales (l'ensemble constituant la lèvre biréfringente de NOUZARÈDE).

Les cinéties somatiques droites contournent la "zone dense" et viennent finir leur trajet, butant contre la cinétie somatique ventrale (n° 0). Toutefois, près de l'apex, les cinéties droites sont un peu plus longues (Fig. 33) et viennent affronter les cinéties somatiques ventrales gauches (suture apicale). Sur le côté dorsal de la cellule (opposé à la région buccale), les dicinétides sont disposées de façon particulière, créant ainsi une orientation perpendiculaire à la direction méridienne (Fig. 36). Lorsque la cellule est observée sur le côté gauche, on remarque la présence d'une petite cinétie apicale particulière, qui pourrait être à l'origine des cils raides qui caractériseraient la "fossette" de certaines espèces de *Geleia* (vue par de nombreux observateurs sur le vivant, mais difficile à percevoir sur les préparations imprégnées par le protargol).

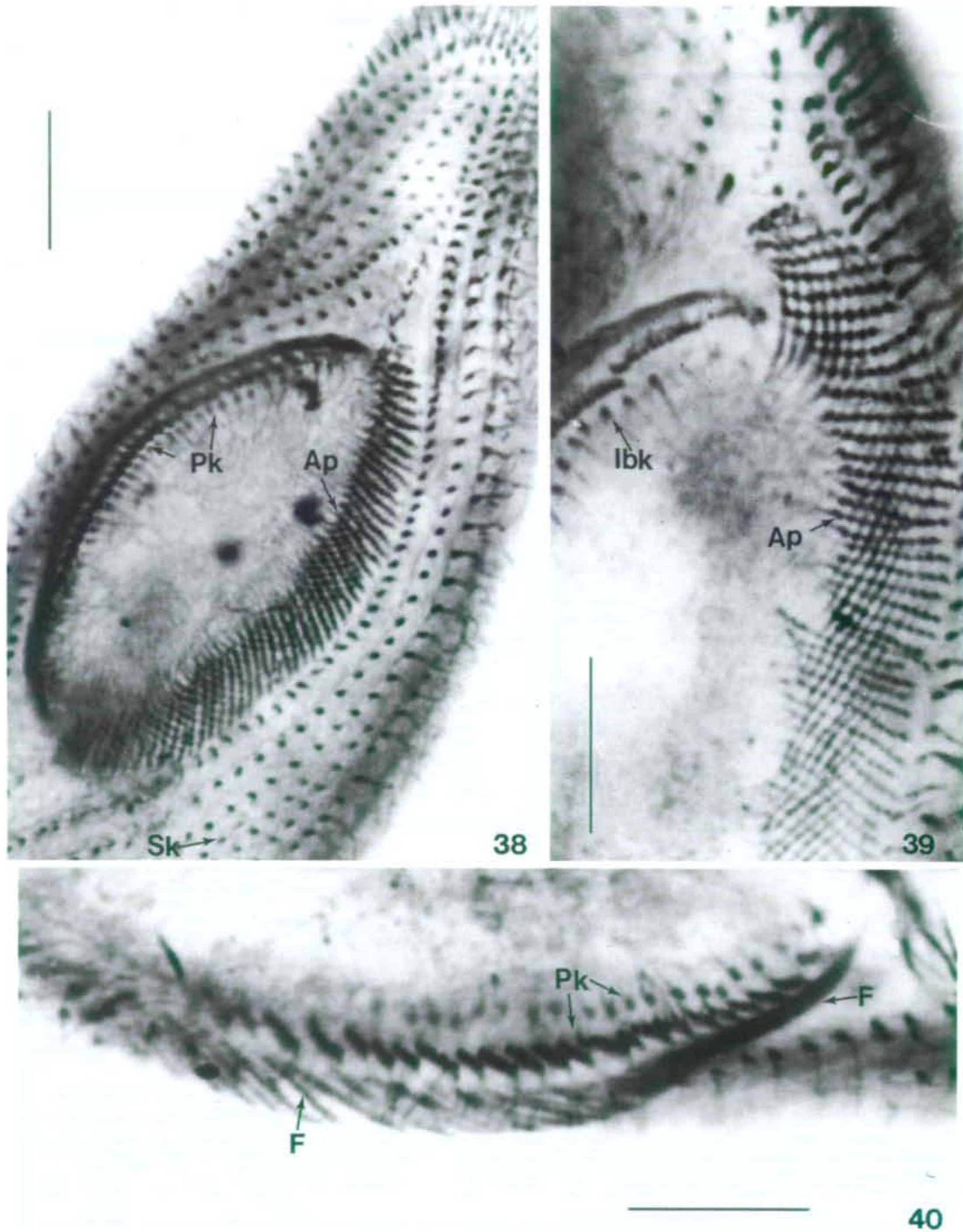
L'appareil nucléaire est constitué par deux macronoyaux sphéroïdaux (longueur sept à 11 µm, largeur cinq à neuf µm) et un micronoyau intercalaire de trois à quatre µm de diamètre. Quelques spécimens peuvent présenter trois macronoyaux mais c'est très rare (stades de réorganisation nucléaire). Chaque macronoyau présente une grande sphère centrale de nature protéique. Le peu d'ADN habituel n'a pu être mis en évidence que dans quelques petits chromocentres (réaction nucléale de FEULGEN).

Table 2. Morphometric characteristics of *Geleia decolor*, measurements in µm.

Character	$\bar{x}$	M	SD	SE	CV	Min	Max	n
Body, length (fixed cells)	307.0	300.0	56.97	14.71	18.5	250	425	16
Body, width (fixed cells)	60.1	57.0	11.17	2.88	18.6	42	80	16
Somatic kineties, number	43.3	44.0	3.05	0.92	7.1	40	48	12
Apex to mouth, distance	25.3	26.0	4.65	1.40	18.4	18	32	12
Mouth, length	40.0	38.5	8.31	2.14	20.8	27	54	16
Mouth, width	22.5	20.0	7.94	2.13	35.4	10	34	15
Macronucleus, length	8.5	8.0	1.31	0.28	15.5	7	11	23
Macronucleus, width	7.13	7.0	1.09	0.23	15.3	5	9	23
Adoral polykineties, number	74.3	75.5	9.87	3.29	13.2	58	95	10
Adoral polykineties, number of dikinetids	11.3	11.0	1.83	0.38	16.2	8	16	24
Dikinetids, number in 10 µm	12.4	13.0	3.11	0.64	25.2	7	17	24
Spacing between kineties	3.8	3.0	1.95	0.32	51.9	1	5	36



Figs. 32-37: *Geleia decolor*. **32**: general shape, fixed specimen. **33**: antero-ventral and buccal infraciliature. **34**: the same on another cell (super wide opening of the mouth). **35**: detail of fine structure of oral infraciliature. **36**: antero-dorsal infraciliature. **37**: nuclear apparatus. Scale bars = 50 µm (Fig. 32), 5 µm (Fig. 35), 10 µm (others). Ap: adoral polykineties, F: fibers (dense zone), Ibk: intrabuccal kinety, M: mouth aperture, Ma: macronucleus, Mi: micronucleus, p: postciliodesmata, Pk: paroral kineties, Sk: somatic kineties.



Figs. 38-40: *Geleia decolor*. **38**: antero-ventral and buccal infraciliature. **39**: detail of buccal infraciliature. **40**: detail of paroral infraciliature. Scale bars = 10 µm. Ap: adoral polykineties, Ibk: intrabuccal kinety, F: fibers (dense zone), Pk: paroral kineties, Sk: somatic kineties (dikinetids).

D i s c u s s i o n : Quoique considérée (peut-être à tort) comme commune, *G. decolor* a été peu étudiée. Elle semble avoir échappé à NOUZARÈDE (1977), mais BORROR (1963) pense l'avoir retrouvé à Alligator Arbor (Floride). Malheureusement l'espèce qu'il a décrit et figurée (Fig. 25) est tout à fait différente de *G. decolor* : endoplasme brun foncé, pas de bec apical, seulement 30 à 37 cinéties, ouverture buccale plus importante, seulement une trentaine de polycinéties, constituées de six à 10 dicinétides (au lieu de huit à 16).

Nous ne sommes pas du tout certains que la *Geleia* que nous venons de décrire (provenant de diverses populations : Roscoff, Cotonou, Sète), soit réellement *Geleia decolor* de KAHL. Elle rappelle aussi *G. fossatta*, ainsi que *G. simplex*, telle que nous l'avons décrite plus haut (mais s'en distingue par toute une série de données morphométriques). D'une façon générale, il est toujours difficile d'identifier les morphotypes étudiés plus récemment (connaissance de l'infraciliature, morphométrie) avec les anciennes descriptions, basées uniquement sur le vivant, souvent sur seulement peu de spécimens (nous avons rencontré cette difficulté aussi durant nos recherches sur les Trachelocercides et nous allons la retrouver aussi au cours de la présente révision). Afin d'éviter la création d'espèces nouvelles, nous avons du, souvent, nous contenter d'identifications rarement convaincantes mais plausibles.

Geleia major (DRAGESCO 1954) FOISSNER 1998 (Figs. 41-78; Table 3)

Cette grande espèce a été trouvée dans les sables fins de Roscoff, en trois exemplaires seulement. Elle était, toutefois, très caractéristique par sa grande taille (L = 1200 µm, en extension) et sa couleur brun foncé. Décrite trop succinctement, il n'est point certain qu'elle soit identique aux deux variétés que nous avons trouvées dans l'étang de Thau.

R e d e s c r i p t i o n : *Geleia major* a été retrouvée deux fois dans la région de Sète; en 1997 la population était de plus petite taille, on l'appellera la variété I. En 1998, nous appellerons variété II une population, obtenue en très grande quantité, sensiblement plus grande. La morphologie de ces deux morphotypes est très semblable, les différences, d'ordre surtout morphométrique, se limitent à l'échelle intraspécifique.

Sur le vivant, *G. major* se présente sous la forme d'un cylindre très allongé, un peu plus étroit, dans sa région apicale, légèrement aplati latéralement. La longueur de la variété I varie, sur le vivant, de 400 à 900 µm (et de 300 à 650 µm sur cellules fixées). La variété II mesure de 600 à 1300 µm sur le vivant (et de 375 à 770 µm sur spécimens fixés et colorés).

La région apicale ne présente pas de bec apparent, elle est plutôt émoussée, tandis que la région caudale est nettement arrondie. Les deux variétés sont très contractiles et d'apparence très sombre. Les pigmentocystes, de couleur brun foncée sont de deux tailles, présentes aussi bien dans l'ectoplasme sous-cuticulaire que dans l'endoplasme. Les plus petits (diamètre = 0,2 µm) sont sphéroïdaux et les plus grands légèrement elliptiques ou ovoïdes (diamètre maximal = 0,6 à 1,2 µm). Dans l'endoplasme, on observe aussi des sphères brunâtres, de plus grande taille, ainsi que des disques transparents de deux à trois µm de diamètre. Les pigmentocystes ont tendance à s'accumuler autour de l'appareil nucléaire. Dans les espaces intercinétiques, la disposition des pigmentocystes est très variable, suivant la population et, surtout, l'état

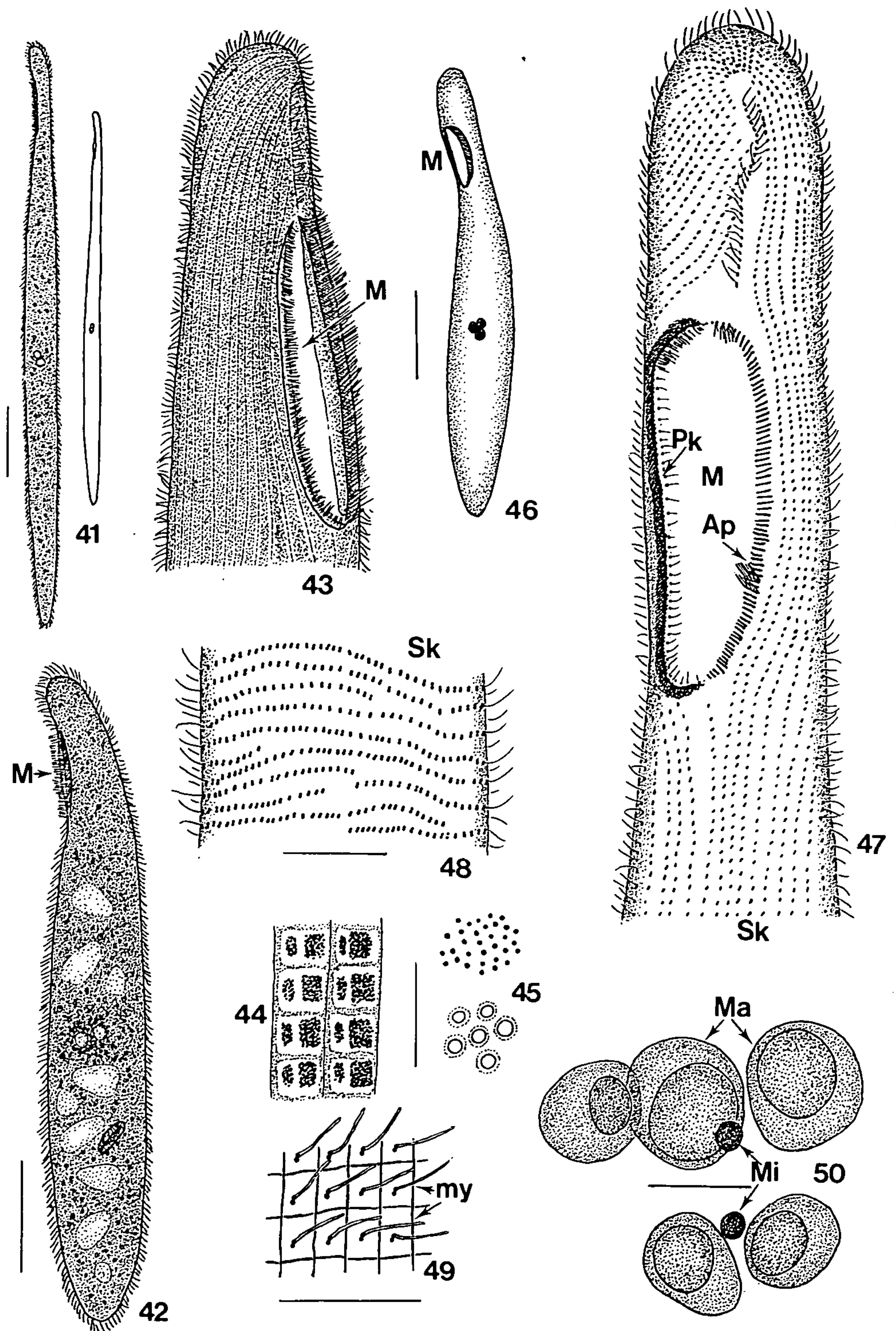
de contraction de la cellule (Figs. 44, 59). Les deux types de pigmentocystes éclatent sous l'action du vert de méthyle pyronine.

L'endoplasme est très encombré en inclusions variées et montre des zones vacuolaires plus claires (Fig. 42). Les seuls ingesta visibles sont des frustules de diatomées (mais il est probable que ces ciliés sont plutôt microphages, et ingèrent des bactéries). La ciliature somatique est méridienne et constituée de 48 à 62 cinéties pour la petite variété. la variété; II présente de 60 à 70 cinéties mais aucune statistique précise n'a pu être faite car le corps du cilié est trop opaque et l'imprégnation des régions médianes est, le plus souvent, déficiente.

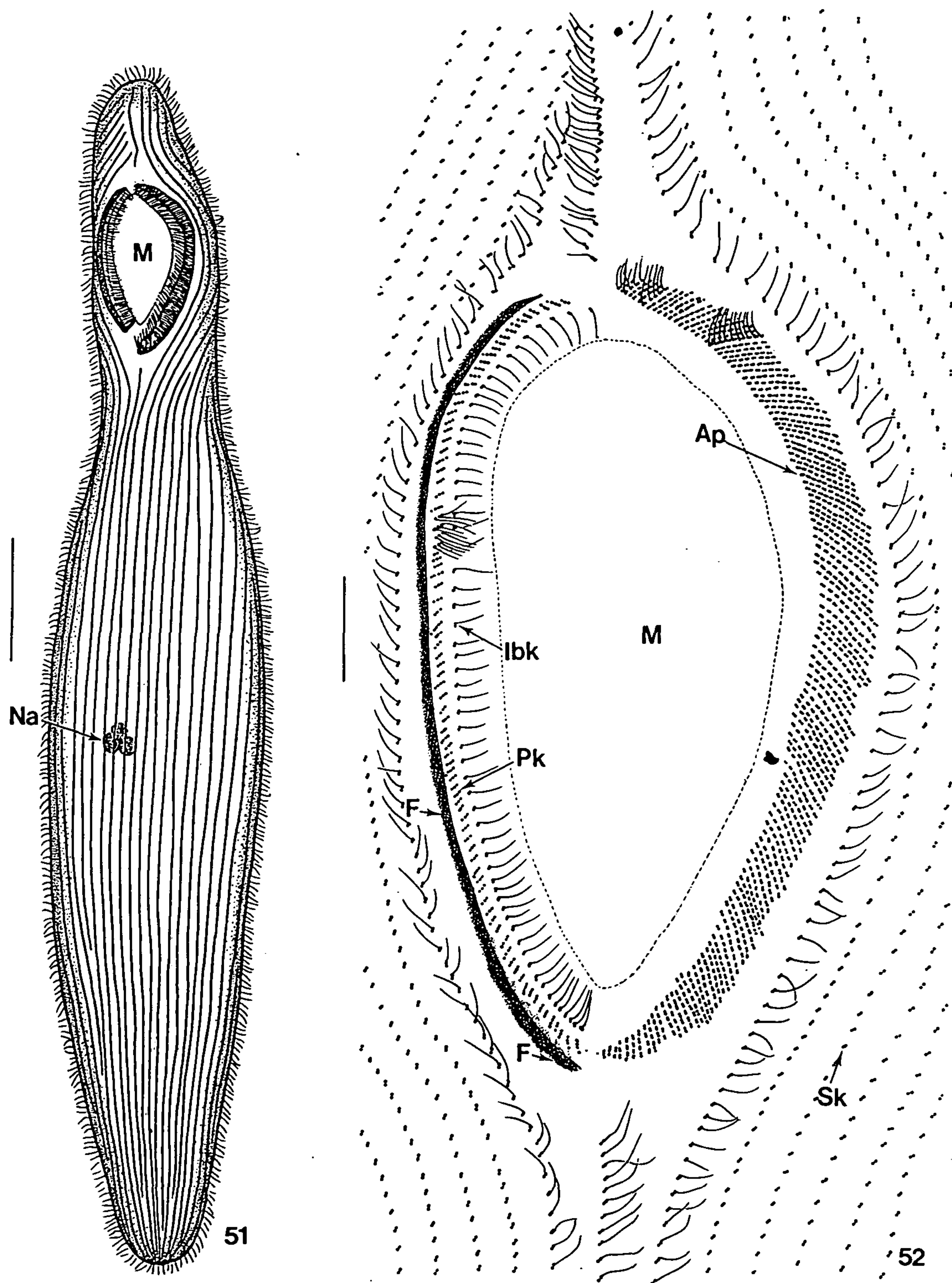
Table 3. Morphometric characteristics of *Geleia major*, variety I (upper line) and *G. major*, variety II (lower line), measurements in µm.

Character	$\bar{x}$	M	SD	SE	CV	Min	Max	n
Body, length (from life)	928.0	965.0	212.2	30.97	22.9	600	1320	48
Body, length (fixed cells)	500.0	500.0	83.9	17.16	16.8	300	650	24
	589.0	585.0	109.8	11.84	18.6	375	770	85
Body, width (from life)	76.0	80.0	15.84	2.31	20.6	45	100	48
Body, width (fixed cells)	92.0	90.0	18.62	3.80	20.2	67	150	24
	107.0	110.0	27.59	3.01	25.6	60	177	85
Somatic kineties,	55.0	56.0	4.32	1.01	7.8	48	62	12
number	65.0	-	-	-	-	60	70	4
Apex to mouth, distance	36.0	35.0	6.29	1.90	17.5	26	50	12
	50.5	52.0	10.64	1.61	21.1	30	72	43
Mouth, length	81.0	80.0	12.66	2.81	15.6	62	110	21
	102.0	104.0	21.92	2.88	21.4	65	145	58
Mouth, width	27.0	24.0	8.45	2.26	31.3	20	47	15
	20.0	20.0	4.62	0.72	22.7	12	32	42
Macronucleus, length	12.4	12.0	2.22	0.45	17.9	8	16	25
	11.59	12.0	1.89	0.41	16.3	10	16	22
Macronucleus, width	9.9	9.0	2.36	0.54	23.8	7	15	20
	10.2	10.0	2.06	0.47	20.2	7	14	20
Adoral polykineties, number	99.0	94.0	17.72	5.90	17.8	80	140	10
	110.0	-	-	-	-	80	130	4
Adoral polykineties, number of	11.0	11.0	2.92	0.65	25.9	7	18	21
dikinetids	10.0	11.0	1.47	0.30	13.9	7	14	25
Dikinetids, number in 10 µm	10.8	10.5	3.28	0.87	31.0	5	16	15
	7.8	7.0	2.51	0.45	32.2	5	14	31
Spacing between kineties	2.7	3.0	0.77	0.23	28.3	2	4	12
Micronucleus, length	4.6	5.0	1.11	0.37	24.3	3	6	10
Paroral polykineties, length	5.9	5.0	1.69	0.51	28.3	3	9	21

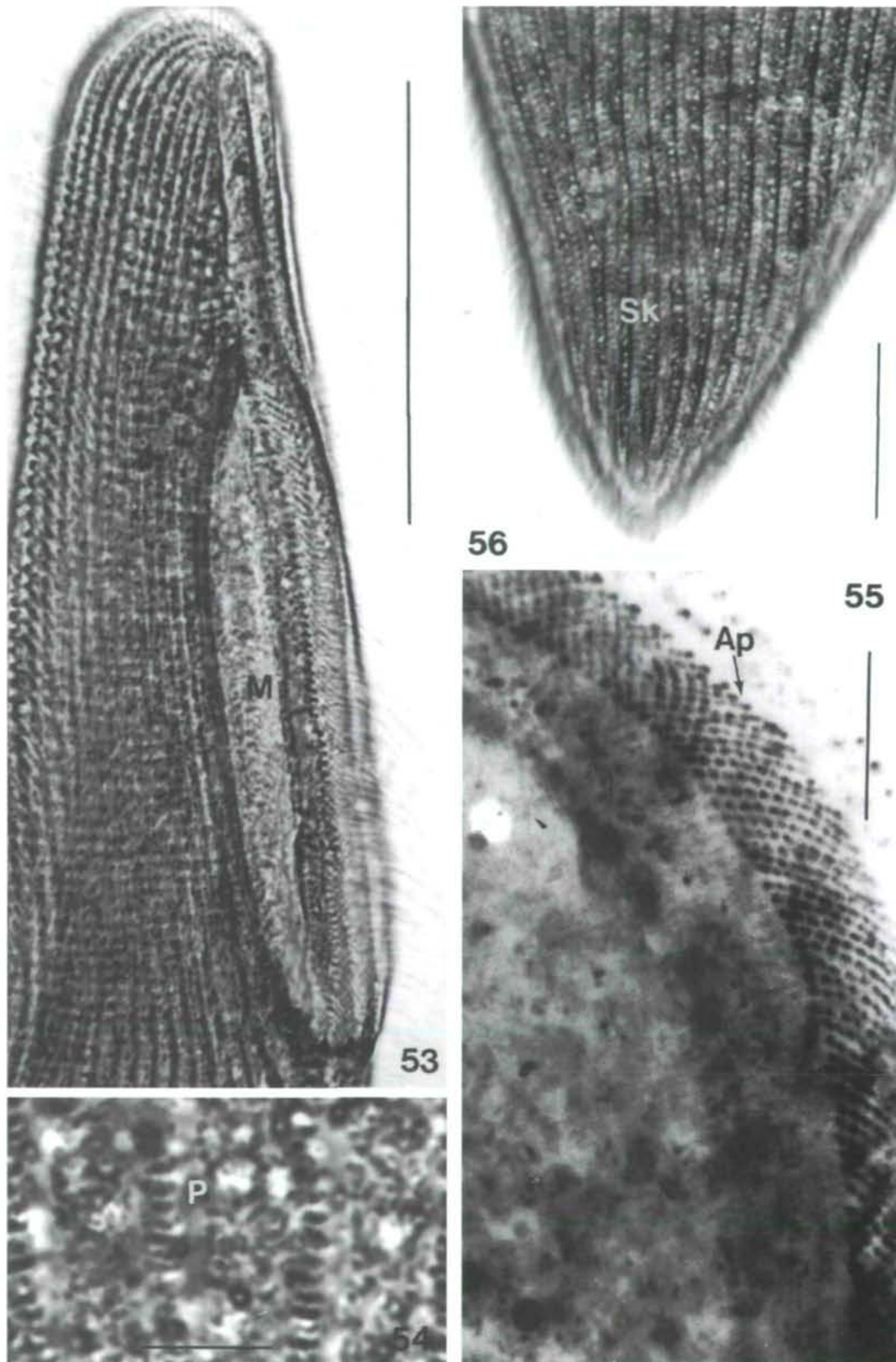
Les cinéties somatiques sont constituées de dicinétides dont seul le cinétosome antérieur est cilifère. L'imprégnation par le protargol montre, le plus souvent, des fibres post-ciliaires (postciliodesmata) qui longent le côté droit des cinéties (Fig. 70). Des imprégnations, plus poussées mettent en évidence un double faisceau de fibres contractiles (myonèmes longitudinaux et transversaux, Fig. 49). Les dicinétides sont disposées, le long de la cinétie, sur les mêmes niveaux, réalisant ainsi une double orientation (Figs. 48, 70).



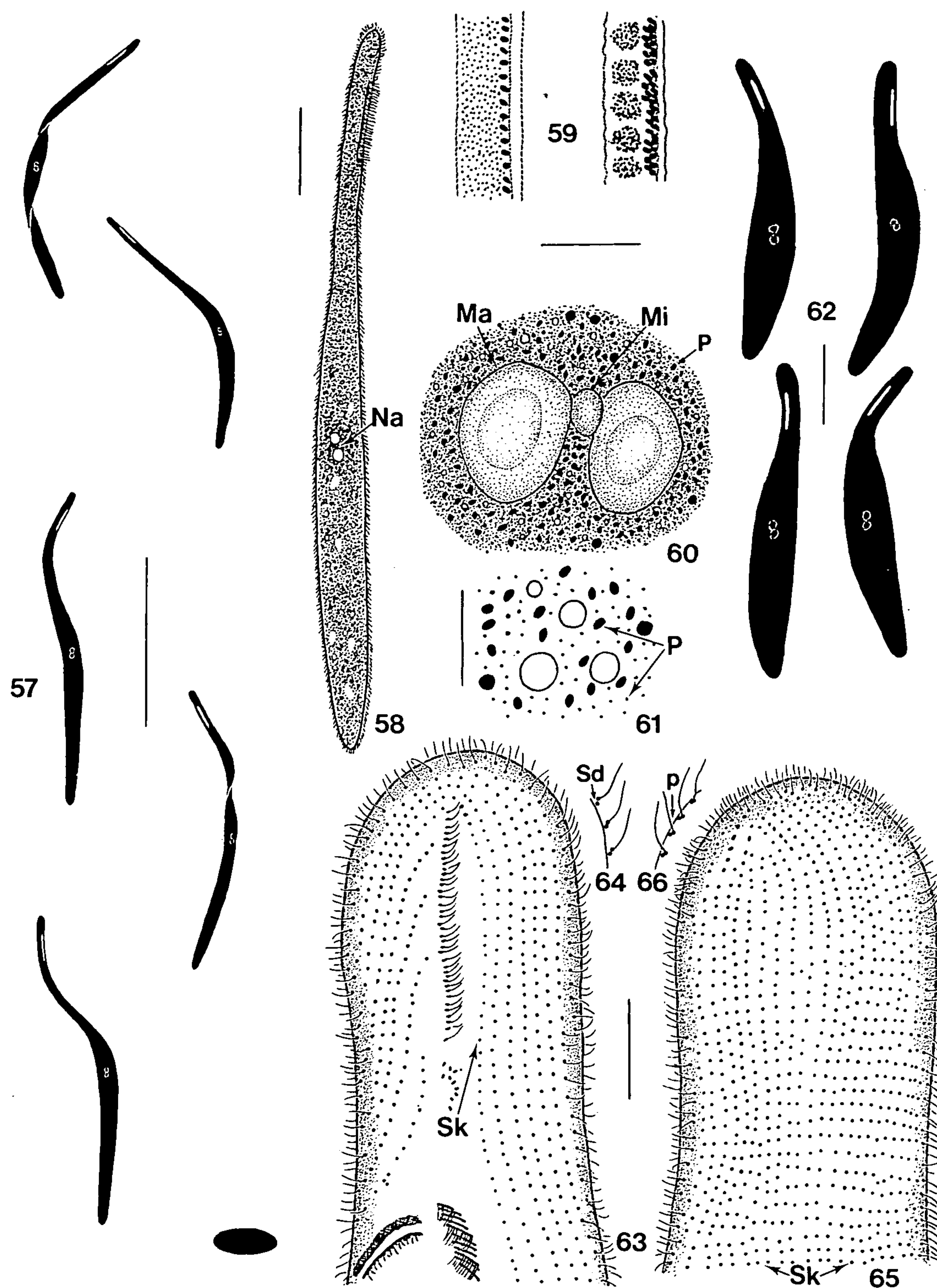
Figs. 41-50: *Geleia major*, variety I. **41**: general shape and maximum elongation, from life. **42**: general morphology of half contracted cell. **43**: buccal region, from life. **44**: brown pigmentocysts on half contracted cell. **45**: entoplasmic inclusions, big brown pigmentocysts and discoidal bodies. **46**: general shape, on fixed cell. **47**: diagram of antero-ventral infraciliature including mouth. **48**: dikinetid organisation in the dorsal anterior part of the body. **49**: high power on myonem interconnections, dikinetids and cilia. **50**: nuclear apparatus. Scale bars = 100 µm (Figs. 41, 42, 46), 50 µm (Fig. 47), 10 µm (others). Ap: adoral polykineties, M: mouth aperture, Ma: macronucleus, Mi: micronucleus, my: myonems, Pk: paroral kineties, Sk: somatic kineties.



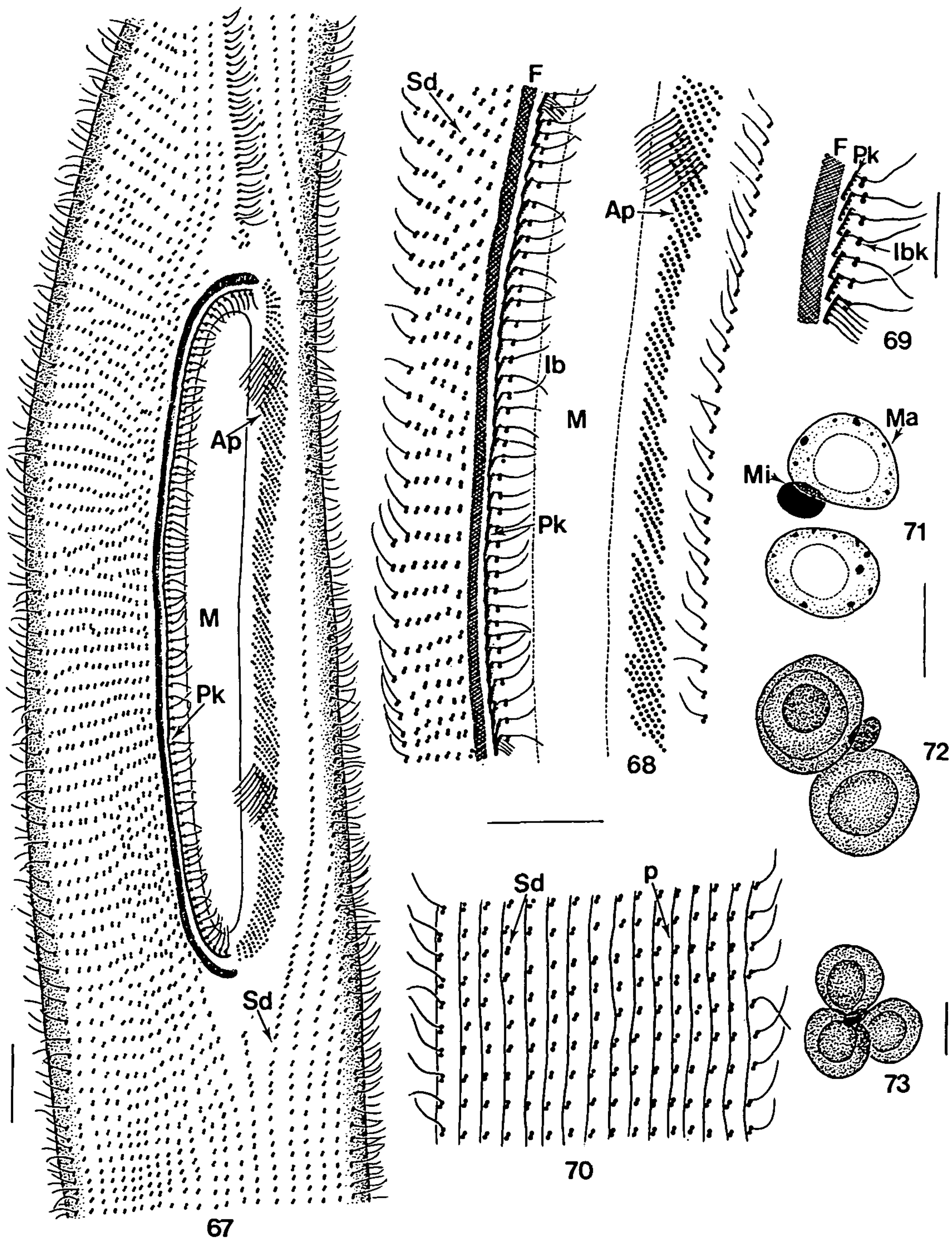
Figs. 51-52: *Geleia major*, variety I. **51**: diagram of general ventral ciliature. **52**: detail of the buccal infraciliature. Scale bars = 50 µm (Fig. 51), 10 µm (Fig. 52). Ap: adoral polykineties, F: fibers ("dense zone"), Ibk: intrabuccal kinety, M: mouth aperture, Na: nuclear apparatus, Pk: paroral kineties, Sk: somatic kineties.



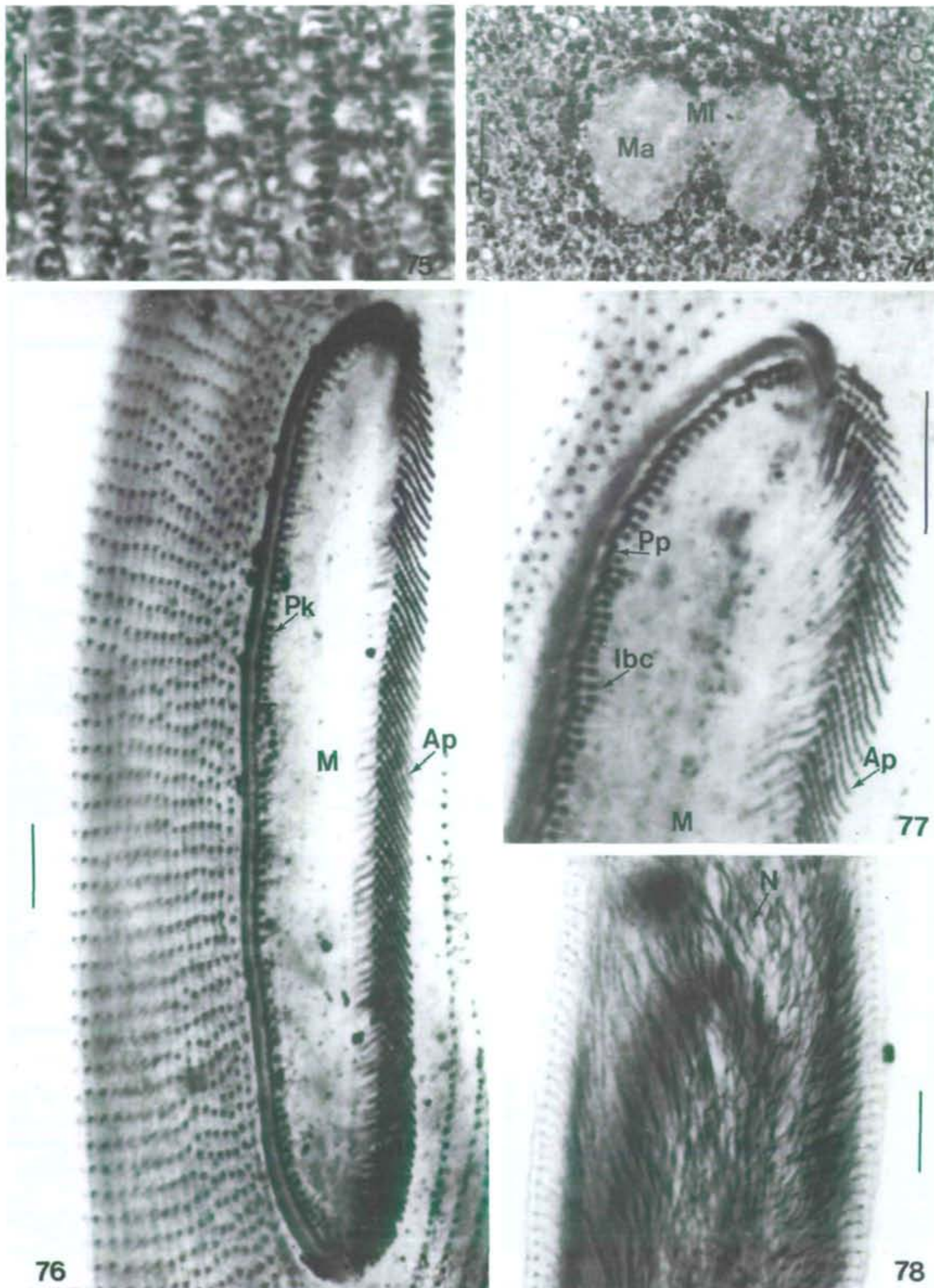
Figs. 53-56: *Geleia major*, variety I. **53**: anterior general morphology, from life. **54**: detail of pigmentocysts on half contracted cell, from life. **55**: detail of the dikinetids of the adoral polykineties. **56**: kineties of the caudal region, from life. Scale bars = 50 µm (Fig. 53), 20 µm (Fig. 56), 10 µm (Figs. 54, 55). Ap: adoral polykineties, M: mouth aperture, P: pigmentocysts, Sk: somatic kineties.



Figs. 57-66: *Geleia major*, variety II. **57**: real shape and size of living cells in PETRI dishes, drawn from photographs. **58**: general morphology of slightly contracted cell, from life. **59**: disposition of the two sized pigmentocysts in full elongated or contracted cells. **60**: nuclear apparatus surrounded by pigmentocysts and inclusions, from life. **61**: endoplasmic inclusions, pigmentocysts of two sizes, black bodies and discoidal refringent bodies, prebuccal region. **62**: shape and size of fixed specimens. **63**: infraciliature of ventral prebuccal region. **64**: detail of somatic ventral kinety. **65**: infraciliature of the dorsal apical region. **66**: dikinetids. Scale bars = 500 µm (Fig. 57), 200 µm (Fig. 58), 100 µm (Fig. 62), 5 µm (Fig. 57), 10 µm (others). Ma: macronucleus, Mi: micronucleus, Na: nuclear apparatus, p: postciliodesmata, P: pigmentocysts, Sd: somatic dikinetids, Sk: somatic kineties.



Figs. 67-73: *Geleia major*, variety II. **67**: antero-ventral and buccal infraciliatre. **68**: detail of buccal infraciliature. **69**: high power on paroral infraciliature. **70**: dorsal infraciliature. **71**: nuclear apparatus, FEULGEN reaction. **72**: nuclear apparatus, protargol impregnation. **73**: nuclear apparatus of a specimen showing three macronuclei. Scale bars = 10 µm (Figs. 67-69, 71, 73), 5 µm (Fig. 69). Ap: adoral polykineties, Ibk: intrabuccal dikinetides, F: fibrillar dense region, M: mouth aperture, Ma: macronucleus, Mi: micronucleus, p: postciliodesmata, Pk: paroral kineties.



Figs. 74-78: *Geleia major*, variety II. **74**: nuclear apparatus surrounded by pigmentocysts, from life. **75**: two sizes of ectoplasmic pigmentocysts, from life, contracted cell. **76**: ventral and buccal infraciliature. **77**: detail of the buccal infraciliature. **78**: dense fibrillar endoplasmic net (nematodesmata and ciliary roots). Scale bars = 10 µm. Ap: adoral polykineties, Ibc: intrabuccal kinety, M: mouth aperture, Ma: macronucleus, Mi: micronucleus, N: nematodesmata, Pk: paroral kineties, Pp: paroral polykineties.

Dans la région ventrale, les cinéties contournent l'ouverture buccale. Seule la cinétie méridienne (cinétie n° 0) semble pénétrer dans la cavité buccale (cinétie parorale interne) puis continue vers l'apex de la cellule, délimitant ainsi deux champs : les cinéties somatiques gauches et droites qui viennent buter, obliquement, sur la cinétie 0. (Cette dernière est très apparente car les dicinétides sont – souvent – plus serrées et pourvues de cils plus longs.) Au voisinage de l'apex, les cinéties droites sont légèrement plus longues et affrontent les cinéties somatiques gauches (zone de suture apicale). L'infraciliature buccale est typique du genre *Geleia* et mérite d'être décrite séparément pour chacune des deux variétés : *G. major*, variété I, est pourvue d'une fente buccale longue de 62 à 110 µm et large de 20 à 47 µm. L'infraciliature **adorale** est constituée de 80 à 140 polycinéties presque parallèles, inclinées à environ 45° à 55° et constituées de 7 à 18 dicinétides qui montrent bien leur structure double (seul le cinétosome antérieur est cilifère). Les cils adoraux sont longs et se comportent comme ceux d'une paramembranelle. Du côté **paroral**, on observe les trois structures caractéristiques des *Geleia* : 1° Une cinétie parorale intrabuccale (continuation probable de la cinétie somatique ventrale n° 0) constituée de dicinétides dont seul le cinétosome antérieur porte un cil, assez raide et court, orienté du côté intérieur de la bouche. 2° Un peu plus à droite, une série de courtes polycinéties parorales, constituées de trois à cinq (moyenne quatre) cinétosomes, disposées parallèlement les unes aux autres, porteuses de cils. L'ensemble infraciliaire paroral est bordé, sur sa droite [3°], par un arc de cercle très argyrophile (zone dense), vraisemblablement constituée de fibres post-ciliaires et retrodesmales (Fig. 52).

Geleia major, variété II, est pourvue d'une fente buccale, longue de 65 à 145 µm et large de 12 à 32 µm. L'infraciliature **adorale** est constituée de 80 à 130 polycinéties formées de sept à 14 dicinétides dont seul le cinétosome antérieur est cilifère (les cils adoraux sont longs et leur battement est synchrone). Du côté **paroral**, on retrouve d'abord la cinétie parorale interne (continuation probable de la cinétie somatique ventrale médiane). Au niveau buccal, les dicinétides changent d'orientation, leur cinétosome antérieur porte un cil, assez court et raide, dirigé vers l'intérieur de la bouche. A droite de la cinétie parorale interne, les structures que l'on observe sont plus difficiles à comprendre (Figs. 67-69). Une série de courtes polycinéties, légèrement obliques, portent des cils courts et semblent reliées à la cinétie interne (le principe reste le même mais l'image est un peu différente de celle que nous a présentée la variété I; comparer Figures 33, 35 et 68, 69). Ces segments de cinéties qui se chevauchent partiellement, semblent constituées de quatre à six cinétosomes (il est impossible de dire s'il s'agit de mono ou de dicinétides). La zone dense, habituelle, entoure les cinéties parorales. Les deux variétés de *G. major* montrent une région apicale en forme de doigt de gant (à peine légèrement aplatie latéralement). La distance entre l'apex et l'ouverture buccale est de 36 µm chez la petite variété et de 50 µm chez la variété n° II.

Les cellules sont très riches en fibres internes, qui sont soit les racines ciliaires des cinétosomes somatiques, soit des némadesmes provenant de l'infraciliature buccale (leur imprégnation est faible et leur tracé difficile à figurer).

L'appareil nucléaire est constitué de deux macronoyaux, de mêmes dimensions dans les deux variétés (longueur moyenne : 12 µm, largeur 10 µm); ils sont pourvus d'une grande vésicule centrale (Figs. 71, 72). La réaction nucléale de FEULGEN montre quelques rares chromocentres ADN. Les deux variétés peuvent montrer trois macronoyaux mais il ne s'agit, vraisemblablement, que d'états physiologiques

transitoires. Le micronoyau est ovoïde et sa longueur varie de 2,8 à 6,5 µm (il est fortement FEULGEN positif).

D i s c u s s i o n : Les deux variétés de *Geleia* que nous venons de décrire, correspondent assez bien à l'espèce *G. major* (DRAGESCO 1954)) : grande taille, apex dépourvu de bec, forte densité de pigmentocystes bruns, région terminale arrondie. La grande variété lui ressemble davantage car sa longueur peut dépasser les 1200 µm caractérisant *G. major*. La variété I, plus petite, s'écarte sensiblement de cette valeur mais les longueurs de ces ciliés, très contractiles, peuvent varier beaucoup. Les deux variétés décrites ci-dessus montrent des différences non négligeables. La majorité sont d'ordre morphométrique (à ce sujet le tableau n° 3 est très suggestif), toutes les données numériques étant plus élevées chez la grande variété : longueur, largeur, nombre de cinéties, distance de l'apex à la bouche, nombre de cinéties adorales (mais les polycinéties adorales ont le même nombre de dicinétides dans les deux variétés). Il existe quelques autres différences peut-être plus significatives. Les gros pigmentocystes de la petite; variété semblent légèrement différents (sphériques et plus petits); leur disposition, dans l'intercinétide, n'a pas été bien comprise. La disposition des petites polycinéties parorales paraît assez différente dans les deux variétés (mais leur aspect dépend beaucoup de la qualité de l'imprégnation par le protargol). Les deux variétés ont été trouvées, à une année d'intervalle, dans le même biotope (étang de Thau). Ce sont des ciliés probablement saprobiontes, se développant dans des milieux pauvres en O_2 et riches en S_2H. Nous les avons trouvés toujours en grande quantité et en compagnie de *Avelia multinucleata* et de *Parduczia*. Leur imprégnation par le protargol s'est avérée extrêmement difficile.

A u t r e s e s p è c e s d u g e n r e *G e l e i a*

D'assez nombreuses espèces de *Geleia* ont été décrites. Certaines commencent à être un peu connues, d'autres sont douteuses, quelques unes doivent être déplacées dans un autre genre.

***Geleia nigriceps* (KAHL 1933) FOISSNER 1998 (Figs. 79-81)**

Cette espèce se distingue de toutes les *Geleia* par sa région apicale arrondie, remplie de granules réfringents. Longue de 250 à 400 µm, signalée aussi par FJELD (1955), *G. nigriceps* a été revue par RAIKOV (1962) qui a pu décrire sur le vivant les deux champs ciliaires buccaux (Figs. 80, 81). DRAGESCO (1960) l'a retrouvée à Roscoff, où sa longueur pouvait atteindre 600 µm. Les populations de Bretagne montraient aussi une tâche pigmentaire noirâtre sub-orale et une région caudale pointue. PUYTORAC et al. (1973) ont pu décrire l'ultrastructure de *G. nigriceps* et confirmer l'existence de deux champs ciliaires buccaux : un champ adoral : rangée de polycinéties obliques et un champ paroral : une cinétie intra-buccale (dicinétides), plus une rangée de très courtes cinéties (c'est donc au microscope électronique que la structure de base de l'infraciliature buccale des *Geleia*, a pu être signalée, pour la première fois mais il a fallu attendre 1977 pour avoir la première image de l'imprégnation par le protargol de ces structures, si difficiles à voir, sur le vivant, NOUZARÈDE 1977).

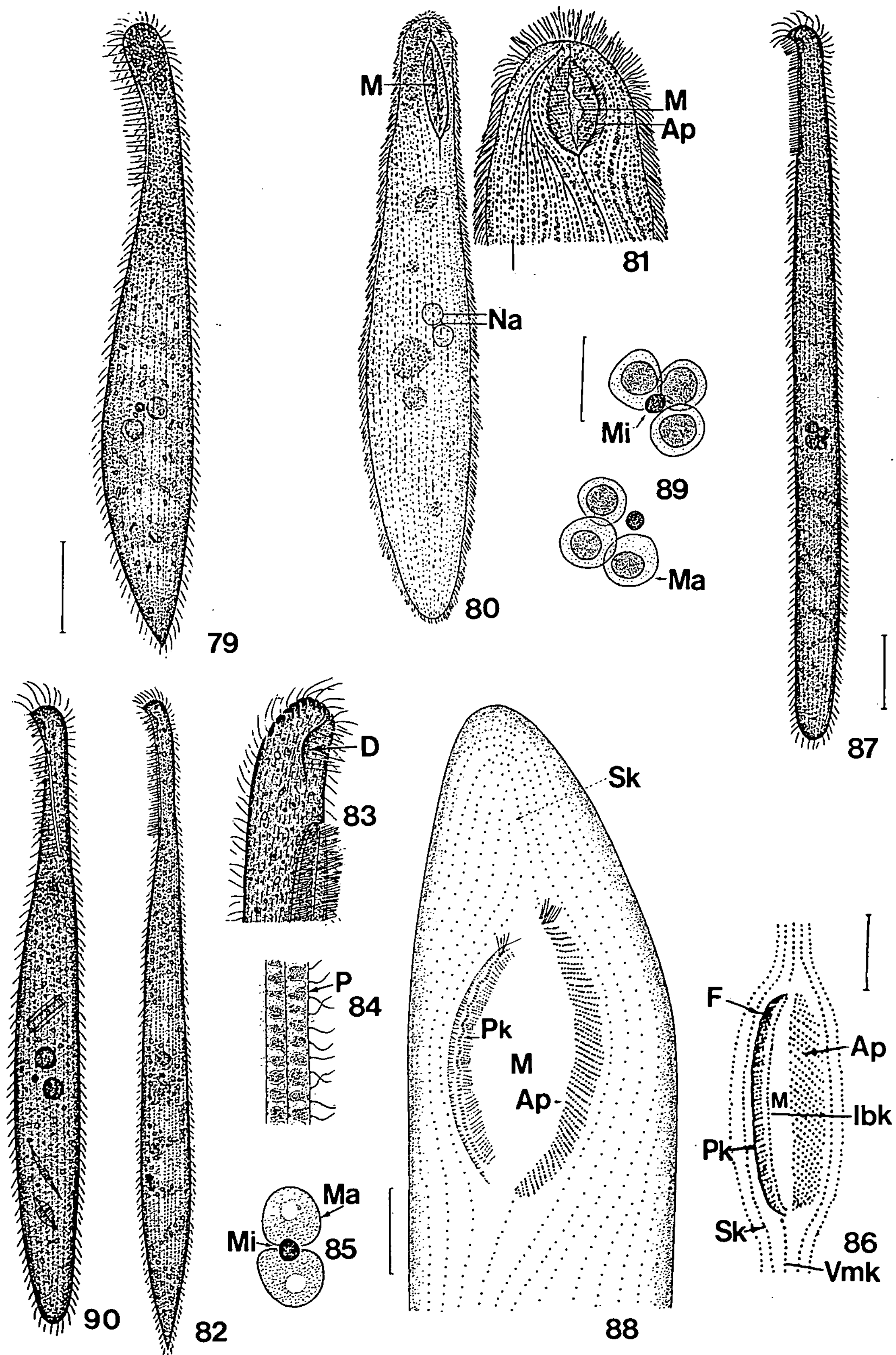
Geleia fossata (KAHL 1933) FOISSNER 1998 (Figs. 82-86)

C'est sûrement une espèce assez commune. Pour KAHL (1933), *G. fossata* se caractérise par la présence d'une fossette apparente, au niveau de la région prébuccale, au-dessous du bec apical. Longue de 300 à 700 µm, cette espèce présente une région caudale pointue. Revue par FAURÉ-FREMIET (1950), FJELD (1955) et DRAGESCO (1960), *G. fossata* se nourrit surtout de diatomées et son ectoplasme est assez clair (mucocystes de teinte jaunâtre). NOUZARÈDE (1977) l'a étudiée à l'aide d'imprégnations par le protargol et a pu décrire, pour la première fois, l'infraciliature buccale d'une *Geleia* (Fig. 86) : du côté adoral, une série de polycinéties, constituées d'une douzaine de dicinétides (confirmées à l'E.M.) et, du côté paroral, une cinétie buccale interne, entourée par un ensemble de courtes cinéties obliques (comptant de deux à quatre dicinétides). Cette infraciliature droite est bordée par une lèvre appelée "bourrelet biréfringent", constituée par les fibres post-ciliaires (postciliodesmata) et retrodesmales (vues au microscope électronique).

Geleia swedmarki (DRAGESCO 1954) FOISSNER 1998 (Figs. 87-89)

C'est une assez grande espèce (longue de 500 à 800 µm sur le vivant) qui a été trouvée à Roscoff en quantité prodigieuse. Cylindrique, assez massive, *G. swedmarki* se caractérise par la présence constante de trois à quatre macronoyaux, entourant un micronoyau unique. Pigmentocystes bruns, au forme de navette, ingesta constitués de diatomées et flagelles. DRAGESCO (1963) a figuré une ébauche de l'infraciliature buccale, mal imprégnée par le protargol, d'une *Geleia*, désignée à tort, *G. swedmarki* (en fait *G. simplex*, décrite plus haut). Retrouvée à Cotonou (DRAGESCO & DRAGESCO-KERNÉIS 1986), *G. swedmarki* a pu être imprégnée par le protargol de façon plus convaincante. Sa longueur (sur cellules fixées) variait de 235 à 350 µm, le nombre de cinéties oscillant entre 40 et 46. La figure publiée (que nous reproduisons Fig. 88) ne donne qu'une image globale de l'infraciliature ventrale de ce cilié. Les cinéties somatiques sont, en fait, constituées de dicinétides. L'infraciliature buccale est typique du genre : champ ciliaire adoral pourvu de 30 à 78 polycinéties, comportant 10 à 11 dicinétides et une série de dicinétides paroraux, disposées en arc de cercle (Fig. 88). Sur cette espèce, nous n'avions pas pu imprégner la cinétie parorale intrabuccale. Les lames de *G. swedmarki*, obtenues à Cotonou, ayant été perdues, cette espèce nécessite de nouvelles observations.

Figs. 79-90: *Geleia* species. **79**: *G. nigriceps*, from life (from DRAGESCO 1960). **80**: *G. nigriceps*, general morphology and **81**: mouth ciliature, from life (from RAIKOV 1962). **82**: *G. fossata*, general shape, from life. **83**: apical region, with dimple. **84**: mucocysts. **85**: nuclear apparatus (82-85 from DRAGESCO 1960). **86**: *G. fossata* buccal infraciliature (from NOUZARÈDE 1977). **87**: *G. swedmarki*, general shape, from life. **88**: ventral and buccal infraciliature. **89**: nuclear apparatus (87-89 from DRAGESCO & DRAGESCO-KERNÉIS 1986). **90**: *G. obliqua*, general view, from life (from DRAGESCO 1960). Scale bars = 100 µm (Figs. 79, 87), 20 µm (Fig. 86), 10 µm (Figs. 88, 89). Ap: adoral polykineties, D: dimple, F: fibers ("dense zone"), Ibk: intrabuccal kinety, M: mouth aperture, Ma: macronucleus, Mi: micronucleus, Na: nuclear apparatus, P: pigmentocysts, Pk: paroral kineties, Sk: somatic kineties, Vmk: ventral median kinety.


M
M
Ap
81
Na
Mi
89
Ma
79
80
87
D
83
Sk
P
84
Pk
M
Ap
F
Ap
M
Ibk
Pk
Ma
Mi
85
Sk
86
Vmk
90
82
88

Geleia obliqua (DRAGESCO 1960) FOISSNER 1998 (Fig. 90)

Nous avons longtemps douté de l'existence de cette espèce qui présente la particularité étonnante de posséder une fente buccale déplacée légèrement sur le côté du corps et disposée obliquement. Toutefois, NOUZARÈDE (1977) l'a retrouvée à Arcachon et les deux photographies qu'il a présenté (pl. III. Fig. quatre à six) montrent, très clairement, une ouverture buccale nettement oblique. Par ailleurs, *G. obliqua* reste proche de *G. fossata* avec un "cou" plus effilé, une fossette distincte et une couleur générale brune (pigmentocystes endoplasmiques noirâtres mais mucocystes ectoplasmiques incolores !). Longue de 400 à 500 µm, aplatie latéralement, souple et contractile, *G. obliqua* devrait être réétudiée, à l'aide des techniques d'imprégnation par le protargol.

***Geleia* dont la validité reste incertaine :**

Geleia tenuis (DRAGESCO 1960) FOISSNER 1998, *Geleia acuta* (DRAGESCO 1960) FOISSNER 1998, *Geleia luci* (DRAGESCO 1960) FOISSNER 1998, *Geleia hyalina* (DRAGESCO 1960) FOISSNER 1998 et *Geleia vacuolata* (DRAGESCO 1960) FOISSNER 1998 sont des espèces qui n'ont jamais été retrouvées. Décrites succinctement et uniquement sur le vivant, ces espèces restent douteuses, en attente de nouvelles observations.

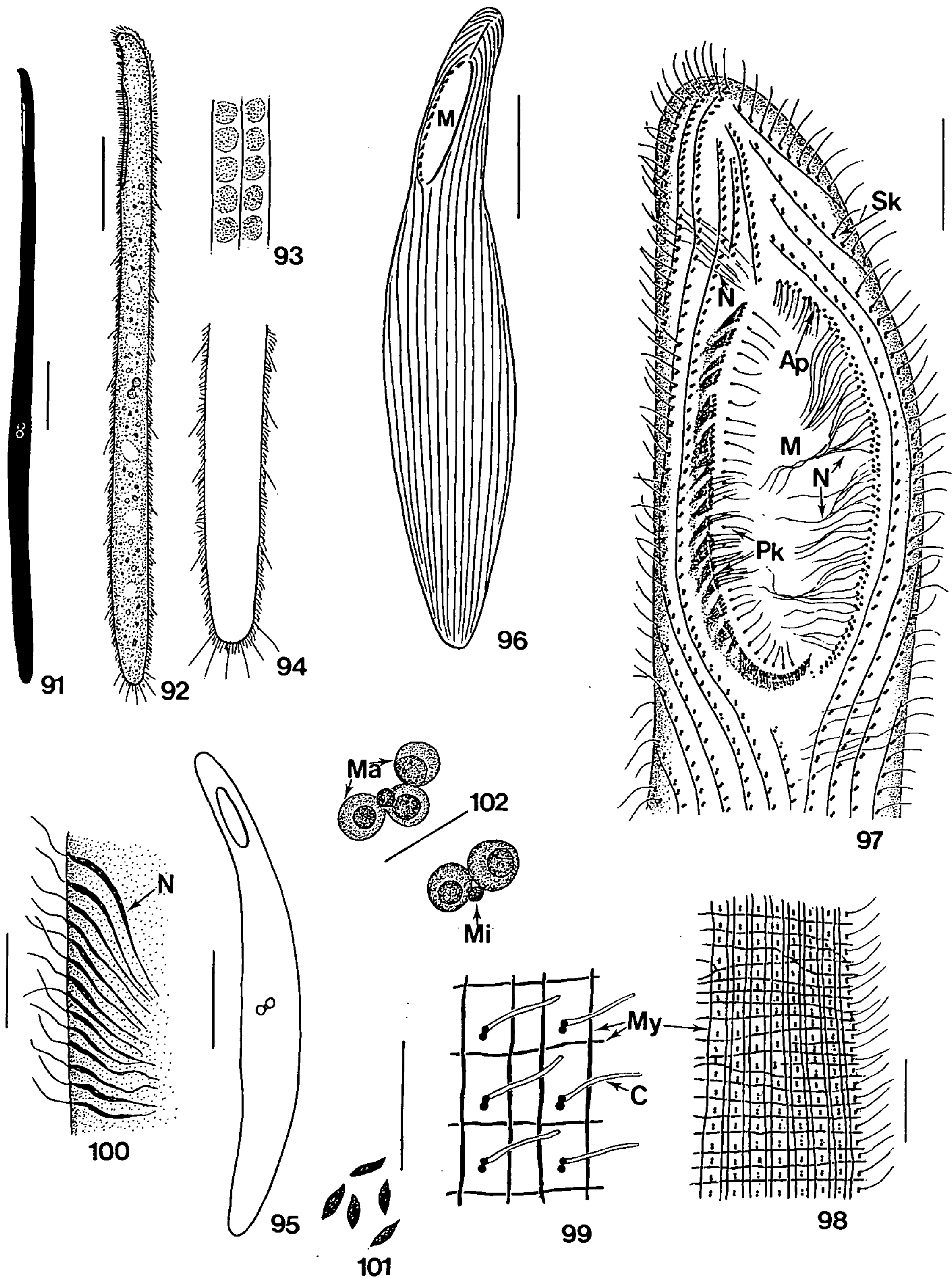
***Geleia* transférées dans d'autres genres :**

Geleia heterotricha (DRAGESCO 1960) est décrite, dans les pages qui suivent, sous le nom générique de *Gellertia* nov. gen. *Geleia arcachonense* (NOUZARÈDE 1977) a été mutée dans ce travail dans le genre *Avelia* NOUZARÈDE. *Geleia gigas* (DRAGESCO 1954) avait déjà été transférée par NOUZARÈDE (1977) dans le genre *Avelia* (voir plus loin). *Geleia filiformis* (NOUZARÈDE 1977), *Geleia martinicense* (NOUZARÈDE 1977), *Geleia orbis* (FAURÉ-FREMIET 1950) et *Geleia murmanica* (RAIKOV 1962) ont été transférées, un peu plus loin, dans le genre *Parduczia* nov. gen.

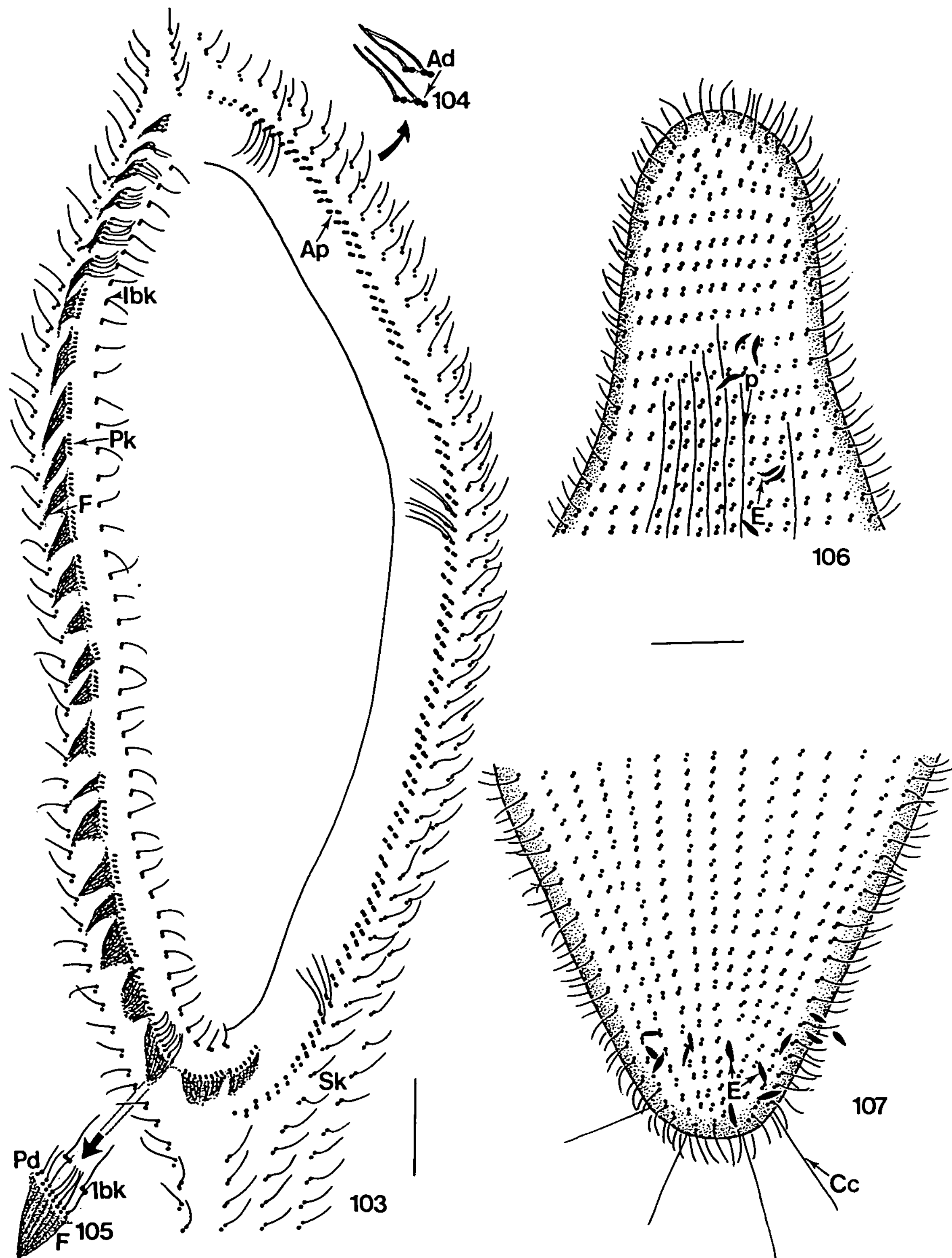
Genre *Gellertia* nov. gen.

Ce nouveau genre se caractérise par une infraciliature adorale très simplifiée, réduite à une rangée de deux dicinétides (à la place des longues polycinéties du genre *Geleia*). Les *Gellertia* présentent aussi une zone dense (fibres post-ciliaires et retrodesmales) moins apparente, discontinue. Les réseaux de myonèmes et de némadesmes sont particulièrement développés. Ce genre est dédié au protistologue magyar József GELLÉRT. L'espèce type est *Geleia heterotricha* DRAGESCO 1960.

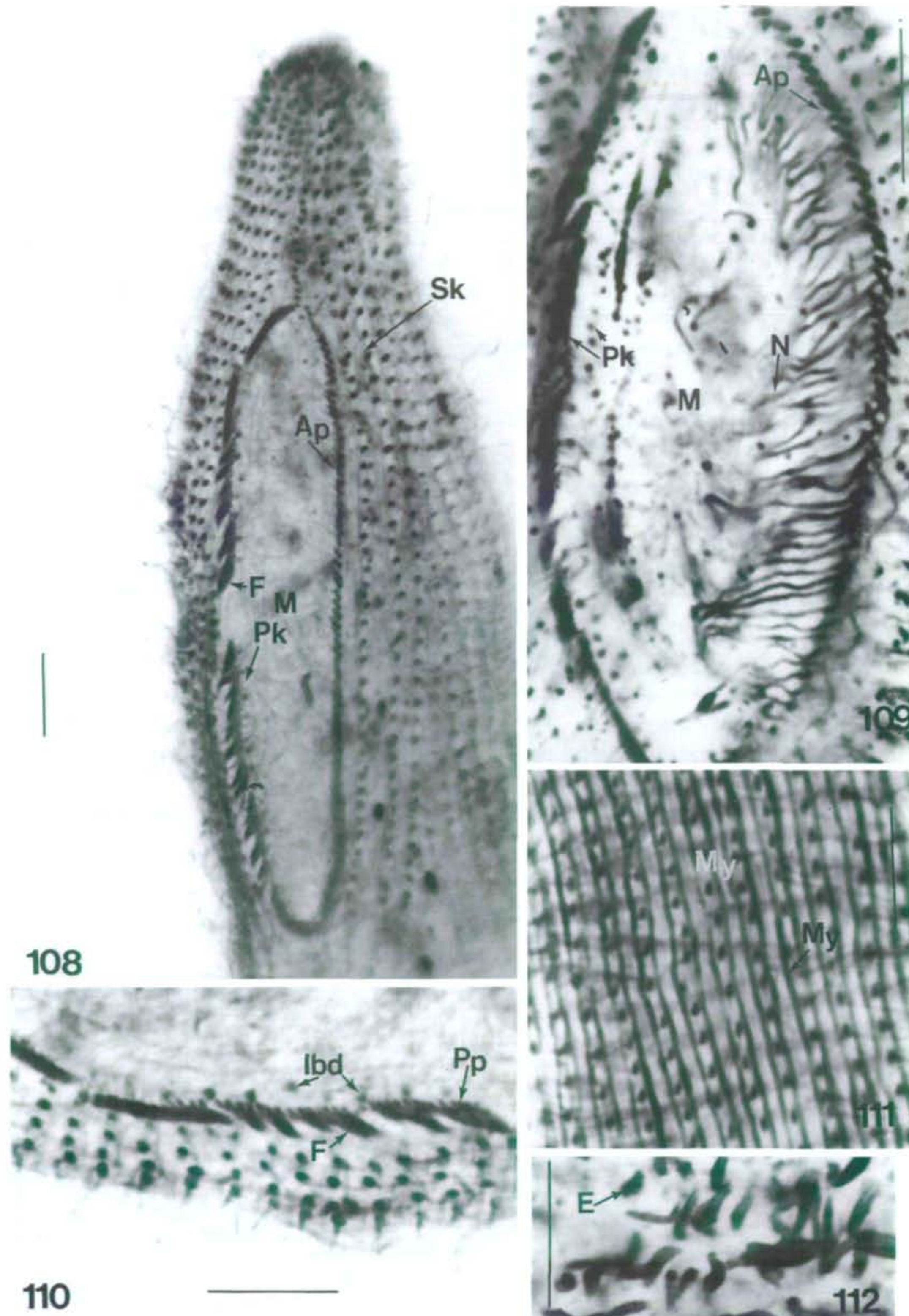
Figs. 91-102: *Gellertia heterotricha* (DRAGESCO 1960). **91**: shape and size, maximum extension, from life. **92**: general morphology, half contracted, from life. **93**: ectoplasmic mucocysts, from life. **94**: bristle-like long cilia in caudal region. **95**: size and shape of the fixed cell. **96**: diagram of the cell, ventral general ciliature. **97**: antero-ventral buccal infraciliature. **98**: complex display of the ectoplasmic fibrillar myonems. **99**: somatic dikinetids, cilia, myonems. **100**: heavy endoplasmic nematodesmata from somatic dikinetids. **101**: extrusom shape, protargol impregnation. **102**: nuclear apparatus with two or three macronuclei. Scale bars = 100 µm (Figs. 91, 92, 95), 50 µm (Fig. 96), 20 µm (Fig. 97), 5 µm (Fig. 99), 10 µm (others). Ap: adoral polykineties, C: cilia, M: mouth aperture, Ma: macronucleus, Mi: micronucleus, My: myonems, N: nematodesmata, Pk: paroral kineties, Sk: somatic kineties.



M
91
92
93
94
96
Sk
N
Ap
M
N
Pk
97
Ma
102
Mi
N
100
95
My
C
99
98
101



Figs. 103-107: *Gellertia heterotricha*. **103**: buccal infraciliature. **104**: detail of adoral dikinetids. **105**: detail of paroral dikinetids. **106**: somatic infraciliature of dorsal apical region. **107**: ventral caudal infraciliature. Scale bars = 10 µm. Ad: adoral dikineties, Ap: adoral polykineties, Cc: caudal cilia, E: extrusoms, F: fibers ("dense zone"), Ibk: intrabuccal kinety, p: postciliodesmata, Pd: paroral dikinetids, Pk: paroral kineties, Sd: somatic kineties.



Figs. 108-112: *Gellertia heterotricha*. **108**: ventral and buccal infraciliature. **109**: buccal infraciliature. **110**: detail of paroral infraciliature. **111**: somatic dikinetids and myonems. **112**: extrusoms, protargol impregnation. Scale bars = 10 µm. Ap: adoral polykineties, E: extrusoms, F: fibers, Ibd: intrabuccal dikinetids, M: mouth aperture, My: myonem, N: nematodesmata, Pk: paroral kineties, Pp: paroral kineties, Sk: somatic kineties.

Gellertia heterotricha **(DRAGESCO 1960) nov. comb. (Figs. 91-112; Table 4)**

(Synonyme : *Geleia heterotricha* DRAGESCO 1960)

Comme pratiquement tous les Géleiides, décrits dans le présent travail, il n'est point certain que l'espèce, rencontrée dans les sables marins des plages abritées de Sète (lieu dit "la Corniche"), soit identique à la *Geleia heterotricha* que nous avions trouvée à Roscoff en 1957. D'une longueur de 400 à 600 µm, sur le vivant, ce cilié présentait un bec apical très apparent. La caractéristique essentielle de l'espèce de Roscoff résidait dans la présence de longues soies, raides, mêlées aux cils ordinaires (et plus particulièrement dans la région caudale). La cellule était aussi très typique, par sa transparence, le pigment brun foncé habituel étant remplacé par des mucocystes de très petite taille de couleur à peine orangée (une accumulation de pigment pouvait être aperçue au niveau de la fente buccale).

R e d e s c r i p t i o n : Les spécimens recueillis à Sète rappelaient beaucoup ceux de Roscoff, quoique le bec apical était moins apparent et les soies raides, moins clairement visibles. Malheureusement, nous n'avons pas consacré assez de temps aux observations sur le vivant puis l'espèce a disparu et nous ne l'avons jamais retrouvée.

Sur spécimens fixés, la longueur de la cellule varie de 300 à 500 µm et la largeur de 30 à 90 µm. Les cinéties sont méridiennes et constituées de nombreuses dicinétides (dont seul le cinétosome antérieur est cilié). Chaque cinétie est accompagné, sur sa droite, par une très apparente fibre post-ciliaire (postciliodesmata). La disposition des cinéties ventrales est la même que chez les *Geleia* : une cinétie ventrale, médiane, participe à la ciliature buccale, puis continue un trajet rectiligne jusqu'à l'apex de la cellule. Les cinéties somatiques, gauches et droites, contournent la bouche et viennent affronter, obliquement, la cinétie médiane (Fig. 97). Les cinéties somatiques droites sont plus longues que les gauches et viennent former une suture apicale.

Table 4. Morphometric characteristics of *Gellertia heterotricha*, measurements in µm.

Character	$\bar{x}$	M	SD	SE	CV	Min	Max	n
Body, length	400.0	380.0	57.58	11.51	14.4	300	500	26
Body, width	59.5	60.0	15.92	3.18	26.8	30	90	26
Somatic kineties, number	38.5	39.5	2.86	0.65	7.4	33	43	20
Apex to mouth, distance	32.0	32.0	5.84	1.50	18.3	22	45	16
Mouth, length	69.5	74.0	13.57	3.29	19.5	50	95	18
Mouth, width	20.6	20.0	6.72	1.79	32.6	10	35	15
Macronucleus, length	10.5	10.0	1.66	0.30	15.9	8	14	30
Macronucleus, width	8.9	9.0	1.32	0.24	14.9	6	12	30
Adoral polykineties, number	80.0	-	-	-	-	55	95	6
Adoral polykineties, number of dikinetids	2.0	-	-	-	-	2	2	9
Dikinetids, number in 10 µm	9.1	9.0	1.62	0.36	18.0	5	13	21
Spacing between kineties	3.5	3.7	0.81	0.22	23.4	25	5	14
Micronucleus, length	3.6	4.0	0.75	0.22	21.0	2	5	12
Extrusoms, length	4.1	4.0	0.24	0.08	6.0	4	5	10

L'infraciliature buccale est différente de celle des espèces de *Geleia* que nous venons de passer en revue. Du côté **adoral**, on observe 55 à 95 très courtes cinéties parallèles (disposées en arc de cercle, autour de l'ouverture buccale) qui ne comptent que **deux** dicinétides (dont seul le cinétosome antérieur est cilifère, Figs. 97, 103, 104). Du côté

paroral, on retrouve la cinétie intra-buccale (prolongation probable de la cinétie ventrale, médiane, que nous appelons : cinétie 0). Elle est constituée de dicinétides, dont l'orientation devient méridienne (le cinétosome apical porte un cil, raide et assez court). Les polycinéties parorales, que nous avons rencontrés dans le genre *Geleia*, sont disposées en ligne et sont constituées de quatre à neuf dicinétides, à orientation perpendiculaire au méridien de la cellule. Leur cinétosome interne est cilié, tandis que le cinétosome basal est à l'origine de fibres argyrophiles, entourées de "matière dense" (Figs. 97, 103), constituant des groupes discontinus. Le schéma de base reste celui de la famille des Geleiidae mais les différences restent sensibles : infraciliature adorale réduite au maximum et polycinéties parorales disposées en ligne (comme s'il s'agissait d'une seule cinétie présentant des lacunes).

Les dicinétides adoraux sont à l'origine de longues némadesmes flexueux (Fig. 97). Par ailleurs, toutes les dicinétides somatiques donnent naissance à des racines ciliaires, souvent très puissantes (Fig. 100). Le double réseau de fibres contractiles superficielles (myonèmes longitudinaux et transversaux) s'imprègne particulièrement bien par le protargol (Figs. 98, 99).

Nous n'avons pas vu d'extrusomes, sur le vivant, mais les cellules fixées et imprégnées montrent des navettes argyrophiles, un peu partout, sur la surface du cilié (leur longueur varie de 3,8 à 4,5 µm). La plupart des dicinétides somatiques (surtout dans la région dorsale) sont disposées en rangées, méridiennes, mais sont disposées sur la même "latitude" d'une cinétie à une autre, constituant une sorte de double striation à angle droit (Figs. 98, 106). Cette disposition est moins perceptible ventralement. L'appareil nucléaire est généralement constitué de deux macronoyaux de 10 sur 9 µm de longueur et d'un micronoyau de 3,5 µm de longueur. Parfois, certains spécimens peuvent montrer un troisième macronoyau (stade physiologique transitoire).

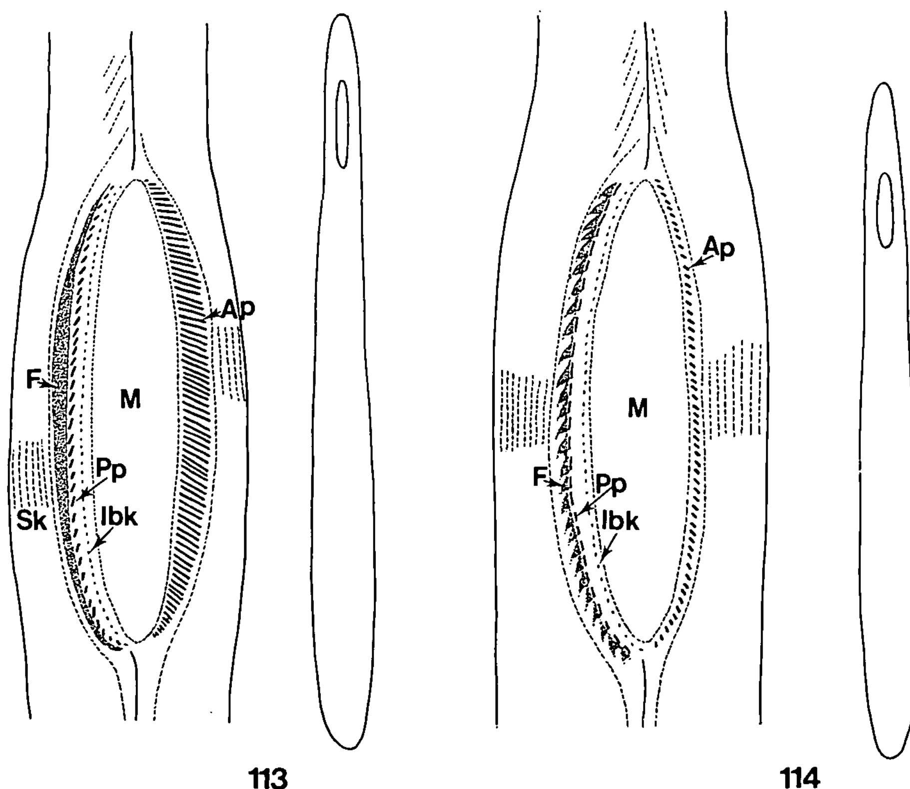
D i s c u s s i o n : Les caractéristiques du nouveau genre *Gellertia* sont très nettes et faciles à définir. La diagnose de l'espèce reste un peu douteuse, à la suite d'une étude insuffisante des cellules vivantes sur la population de Sète. Ainsi qu'il est advenu dans le cas des Trachelocercides, il devient pratiquement impossible de reconnaître les genres des Géleiides, sans le secours de l'imprégnation par le protargol.

Infraciliature buccale et taxonomie de la famille des Geleiidae

Nous venons de redécrire plusieurs espèces du genre *Geleia* ainsi que le nouveau genre *Gellertia*. Nous pouvons donc, pour la première fois, comparer le détail de leur infraciliature buccale, afin de pouvoir interpréter les structures de même type que nous allons décrire dans la famille des Aveliidae.

Les *Geleia* présentent une remarquable unité de structure infraciliaire somatique et buccale. Ce genre se caractérise surtout par l'existence d'un ciliature adorale très caractéristique; un champ ciliaire très apparent, constitué de nombreuses polycinéties plus ou moins parallèles. Chez toutes les espèces étudiées, ces polycinéties adorales sont constituées d'une douzaine de dicinétides, dont seul le cinétosome antérieur est cilié (en fait, la plupart des imprégnations par le protargol, montrent plutôt des monocinétides; ce n'est que sur quelques préparations exceptionnelles qu'on arrive à percevoir les dicinétides qui ont été, par ailleurs, parfaitement décrites par

NOUZARÈDE 1977, en microscopie électronique). Ces polycinéties adorales, si apparentes, nous font penser à des paramembranelles réduites à une seule rangée de cinétosomes, d'autant plus que les cils buccaux sont longs et fonctionnent comme des membranelles (mais il n'y a pas de raison de faire un rapprochement avec les structures ciliaires adorales des hétérotriches). L'infraciliature parorale est moins apparente mais plus complexe, car elle montre trois types de structures toujours présentes : 1° une cinétie intrabuccale droite (qui pourrait être le prolongement de la cinétie somatique médiane), une série de polycinéties parorales (constituées de deux à huit dicinétides) disposées obliquement, un peu comme les polycinéties adorales mais leur densité est plus faible. Les polycinéties parorales portent des cils assez courts. Ces deux ensembles ciliaires paroraux sont toujours accompagnés d'une "zone dense" (fortement argyrophile) qui, d'après NOUZARÈDE (1977) serait constituée de fibres postciliaires et retrodesmales, qui remonteraient vers la surface, constituant une sorte de crête. Les structures infraciliaires buccales des *Geleia* sont très semblables d'une espèce à une autre, seules les polycinéties parorales peuvent se montrer légèrement variables, soit dans leur densité, soit dans leur inclinaison, par rapport à la méridienne de la cellule, soit dans le nombre de dicinétides qui les constituent.

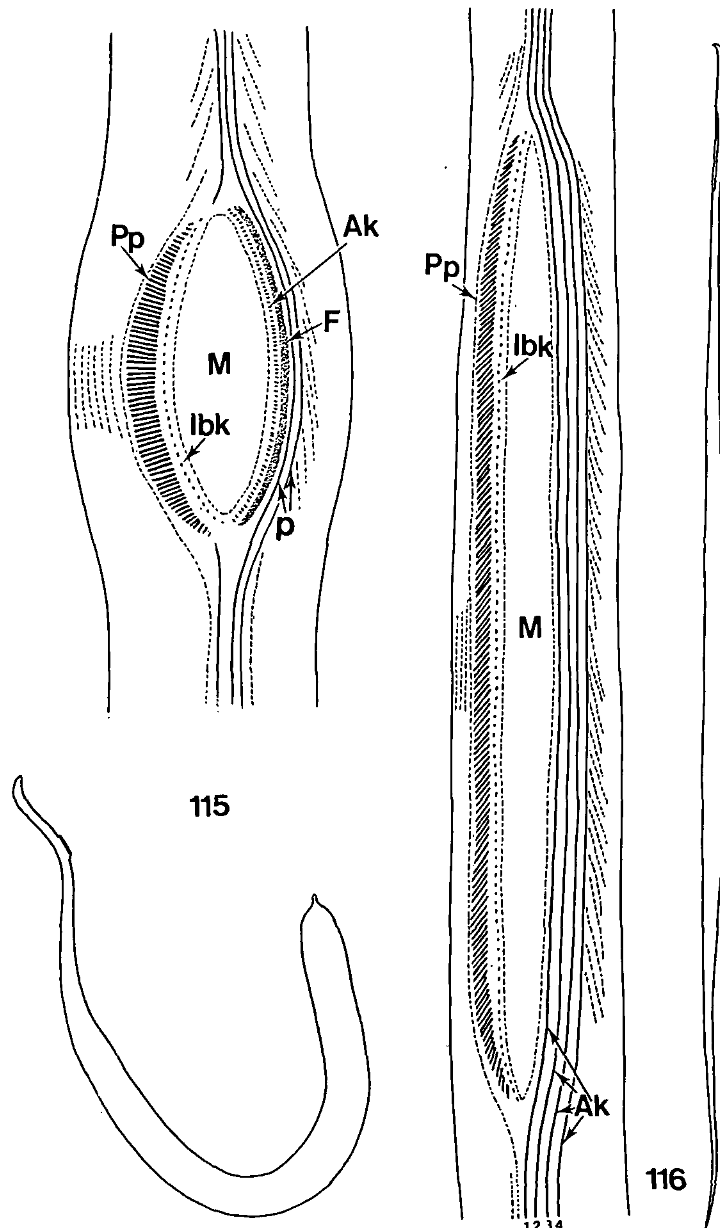


Figs. 113, 114: Diagram of buccal infraciliature of the family Geleiidae. **113**: *Geleia* species show many adoral buccal polykineties involving many dikinetids. **114**: *Gellertia heterotricha* shows only very short adoral buccal polykineties of only two dikinetids. Ap: adoral polykineties, F: fibers ("dense zone"), Ibk: intrabuccal paroral kinety, M: mouth aperture, Pp: paroral polykineties, Sk: somatic kineties.

Les *Gellertia* présentent le même schéma, de principe, mais leur ciliature adorale est réduite au minimum : les longues polycinéties des *Geleia* sont remplacées par deux modestes dicinétides, reliées entre elles et disposées de la même façon, en bordure gauche de la fente buccale. Leurs cils sont longs (mais bien peu nombreux). Du côté paroral, on retrouve toujours la cinétie intrabuccale droite et des polycinéties,

constituées de quatre à neuf dicinétides, qui sont disposées en ligne (au lieu des segments parallèles des *Geleia*), comme s'il s'agissait d'une cinétie unique, tronçonnée en segments de longueur variable. La "zone dense", fibreuse, semble moins développée et rappelle plutôt des némadesmes, noyés dans une matrix argyrophile. *Gellertia* se présente donc comme un Geleiidae aberrant (comparer les Figures 113 et 114).

Nous allons retrouver des structures buccales proches de celles des Geleiides, mais disposées de façon différente dans le genre *Avelia*. Par contre, les espèces du nouveau genre *Parduczia* vont nous montrer une infraciliature buccale plus simple, à ciliature adorale peu différenciée (Figs. 115, 116).



Figs. 115, 116: Diagram of buccal infraciliature of the family Aveliidae. **115**: *Avelia multinucleata. Avelia* species show many paroral buccal polykineties involving many dikinetids, adoral polykineties of only one or two dikinetids and two prebuccal (peribuccal) kineties. General disposition looks like a mirror image of *Geleia*. **116**: *Parduczia* species show very long paroral buccal polykineties involving many dikinetids and four adoral kineties, of which one is intrabuccal, the others prebuccal. Ak: adoral kineties, F: fibers ("dense zone"), Ibk: intrabuccal paroral kinety, M: mouth aperture, p: prebuccal kineties, Pp: paroral polykineties.

Famille des Aveliidae nov. fam.

NOUZARÈDE (1977) fut le premier à comprendre qu'il y avait de profondes différences entre les Géleiides géantes, filiformes et celles de taille plus petite et de forme cylindroïde. Il créa donc le nouveau genre *Avelia*. Malheureusement l'analyse taxonomique de NOUZARÈDE a été très confuse, cet auteur n'ayant pas su saisir les vraies différences entre les genres *Geleia* et *Avelia* et, en les comparant, il a un peu tout mélangé, classant les espèces connues, ainsi que celles qu'il avait découvertes, d'une façon peu logique, associant finalement des espèces très différentes. Cette confusion est due, à notre avis, à deux raisons : 1° l'auteur français n'a pu obtenir quelques bonnes imprégnations, par le protargol, que sur les petites espèces. 2° NOUZARÈDE n'a pas attaché beaucoup d'importance aux problèmes taxonomiques, consacrant tous ses efforts sur la biologie cellulaire des Géleiides.

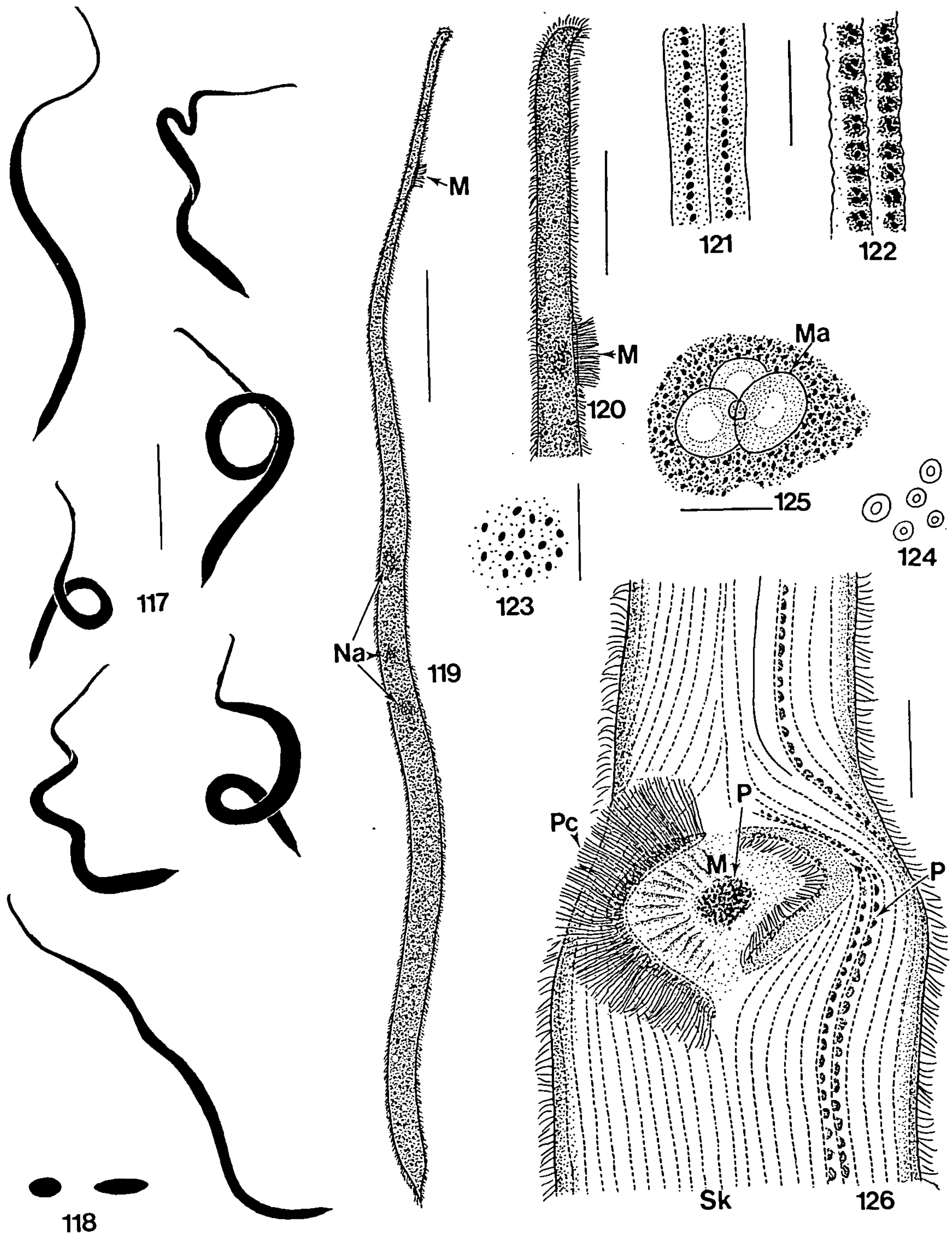
Ayant eu la chance de retrouver plusieurs espèces géantes, nous avons pu, avec énormément de peine, imprégner correctement un certain nombre de spécimens afin d'étudier leur infraciliature buccale. Ces recherches, qui nous ont demandé près de trois années, nous ont obligé d'envisager la création d'une nouvelle famille et d'un nouveau genre.

D i a g n o s e : Ciliés gigantesques, cylindriques très allongés, le plus souvent vermiformes voire filiformes. Leur infraciliature buccale se caractérise surtout par la présence constante de deux structures parorales – une cinétie intrabuccale et une série de polycinéties droites (ressemblant tout à fait aux polycinéties adorales des Geleiidae). L'infraciliature adorale présente des différences de structure assez importantes, nous permettant de définir au moins deux genres : *Avelia* et *Parduczia* (Figs. 115, 116).

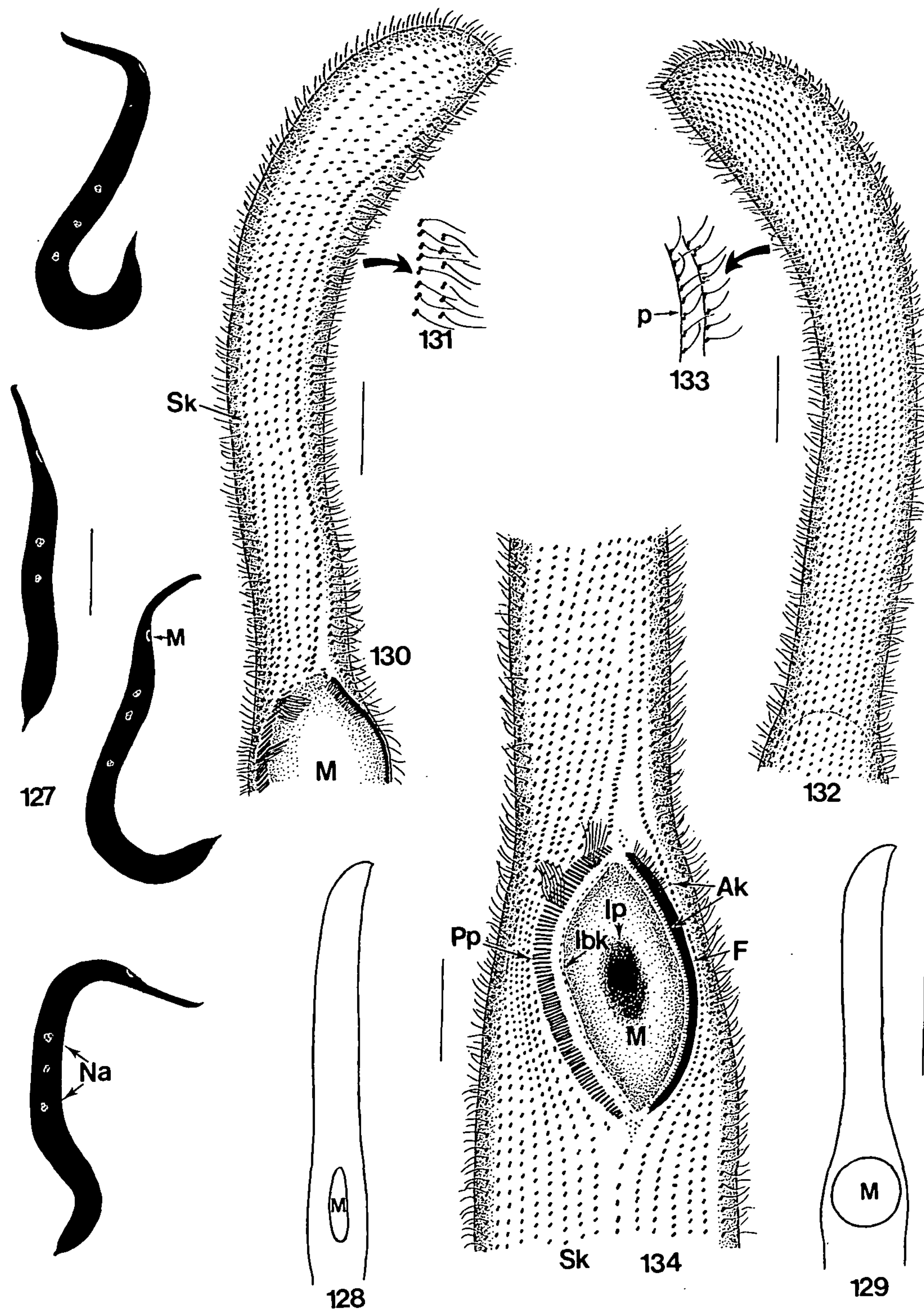
Genre *Avelia* NOUZARÈDE 1977

C'est en 1975 que NOUZARÈDE a créé le genre *Avela* (dédié au professeur M. AVEL) pour décrire l'espèce type *Avela martinicense*, trouvée dans les sables coralligènes de la Martinique. La diagnose du nouveau genre décrit, avec précision, la forme générale et la disposition de la bouche mais nous pensons que certains détails de l'infraciliature buccale ne correspondent pas à la réalité. Malheureusement le genre *Avela* existait déjà, désignant un Lepidoptère. NOUZARÈDE (1977) a du donc créer un nouveau nom pour son genre de Martinique, le "nomen novum" *Avelia* (synonyme de l'*Avela* de 1975).

D i a g n o s e a m é l i o r é e : Le genre *Avelia* NOUZARÈDE 1977 concerne des Géleiides de très grande taille, de forme très allongée, dont le corps est constitué de trois parties : un tronc plutôt massif, une petite pointe caudale et un long cou assez fin, portant dans sa moitié apicale une bouche en fente de petite taille. L'infraciliature buccale est constituée d'une cinétie adorale comportant des groupes de trois dicinétides, reliés entre eux. Une "zone fibrillaire dense" sépare la cinétie adorale de deux cinéties somatiques péri-buccales. En région parorale, on retrouve la cinétie intrabuccale ainsi qu'un série de longues polycinéties, constituées de dicinétides et ayant la même morphologie que les polycinéties adorales des *Geleia*. L'appareil nucléaire comprend soit deux macronoyaux encadrant un micronoyau (comme chez la très grande majorité des Géleiides), soit plusieurs rosettes contenant, chacune, des ensembles de deux à quatre macronoyaux et un micronoyau.



Figs. 117-126: *Avelia multinucleata*. **117**: real shape and size, drawn from photographs of cells swimming in PETRI dishes. **118**: theoretical section of the more or less contracted body. **119**: general morphology of slightly contracted specimen, from life. **120**: apical region with mouth, from life. **121**: pigmentocysts of the two sizes on full extension cell, from life. **122**: the same on full contracted cell. **123**: pigmentocysts size and shape, from life. **124**: entoplasmic discoidal inclusions. **125**: nuclear "rosette", surrounded by pigmentocysts and inclusions, from life. **126**: ventral view of a living compressed specimen showing ciliature and mouth. Scale bars = 250 µm (Fig. 117), 100 µm (Fig. 119), 50 µm (Fig. 120), 20 µm (Figs. 125, 126), 10 µm (others). M: mouth, Na: nuclear apparatus, Ma: macronuclei, P: pigmentocysts, Pc: paroral cilia, Sk: somatic kineties.



Figs. 127-134: *Avelia multinucleata*. **127**: shape and size of fixed cells. **128, 129**: low and large buccal aperture. **130**: prebuccal ventral infraciliature on apical part of the "neck". **131**: dikinetids of the "neck". **132**: dorsal prebuccal infraciliature. **133**: detail of dikinetids. **134**: general view of the ventral and buccal infraciliature. Scale bars = 200 µm (Fig. 127), 50 µm (Fig. 129), 20 µm (Figs. 130, 132, 134). Ak: adoral kineties, F: fibers ("dense zone"), Ibk: intrabuccal paroral kinety, Ip: intrabuccal pigmentocysts, M: mouth (or mouth aperture), p: postciliodesmata, Pp: paroral polykineties, Sk: somatic kineties.

***Avelia multinucleata* nov. sp. (Figs. 117-155; Table 5)**

Cette nouvelle espèce a été trouvée, en très grande quantité à plusieurs reprises, dans le sable fin côtier de l'étang de Thau, sous 50 à 60 cm de profondeur. Dans les bocaux de récolte *A. multinucleata* était beaucoup moins abondante que *Parduczia martinicense* mais elle s'est multipliée rapidement pour devenir l'espèce dominante, au bout de 15 à 20 jours. Elle est particulièrement résistante à l'H_2S et peut survivre dans les bocaux de récolte devenus presque azoïques, jusqu'à trois ou quatre mois.

Quoique nous ayons disposé de dizaines de milliers de ces *Avelia* géants, leur fixation et leur imprégnation se sont montré incroyablement difficiles. A tel point que nous avons tenté de les imprégner durant plus de deux mois, ayant manipulé plus de 6000 cellules. N'ayant obtenu des imprégnations correctes, **qu'une seule fois** nous n'avons donc disposé que d'une douzaine de spécimens permettant l'observation détaillée de l'infraciliature buccale. Par contre, certaines données morphométriques ont pu être obtenues sur un assez grand nombre d'individus (soit sur le vivant, soit sur des imprégnations très médiocres, ou sur des réactions nucléales de FEULGEN).

D i a g n o s e *: Avelia multinucleata* possède les caractères du genre : gigantisme (1100 à 3000 µm sur le vivant), corps cylindroïde massif, pourvu d'une région apicale plus fine et d'une très courte pointe caudale. La bouche, de taille plutôt petite, est disposée à environ 150 µm de la pointe apicale. L'aspect général est tout à fait celui de l'espèce type *Avelia martinicense* (NOUZARÈDE 1975) mais s'en distingue par la présence de quatre à seize macronoyaux (au lieu des deux habituels) et de deux à cinq micronoyaux. L'infraciliature buccale est celle qui caractérise le genre.

E t y m o l o g i e : "multinucleata" se réfère à la présence d'un nombre de macronoyaux supérieur à deux.

L i e u d e p r é l è v e m e n t : Étang de Thau (sable fin, profondeur 50 cm).

D e s c r i p t i o n : Sur le vivant, ce cilié géant se montre très contractile et très mobile, s'enroulant parfois en cercle (la Fig. 117 montre la forme et la taille réelle des cellules, vues en boîte de PETRI, au milieu des grains de sable). Le corps est plus ou moins aplati latéralement, suivant l'état de contraction du cilié (Fig. 118). Entre lame et lamelle, *A. multinucleata* est toujours un peu contractée (Fig. 119) et sa couleur est brun sombre, presque noir. Cette teinte est due à une multitude de pigmentocystes bruns, disposés aussi bien dans l'ectoplasme intercinétique (Figs. 121, 122) que dans l'endoplasme (Fig. 123), de préférence autour des ensembles nucléaires (Fig. 125). Ces pigmentocystes sont de deux sortes : les plus grands ont une forme ovoïde et mesurent 1,0 à 1,6 µm de longueur, les plus petits sont à la limite de la perception (ϕ = 0,2 à 0,3 µm). L'endoplasme est chargé en inclusions variées, sphères noirâtres de deux à cinq µm et des plaquettes transparentes en forme de disques atteignant 2,5 µm.

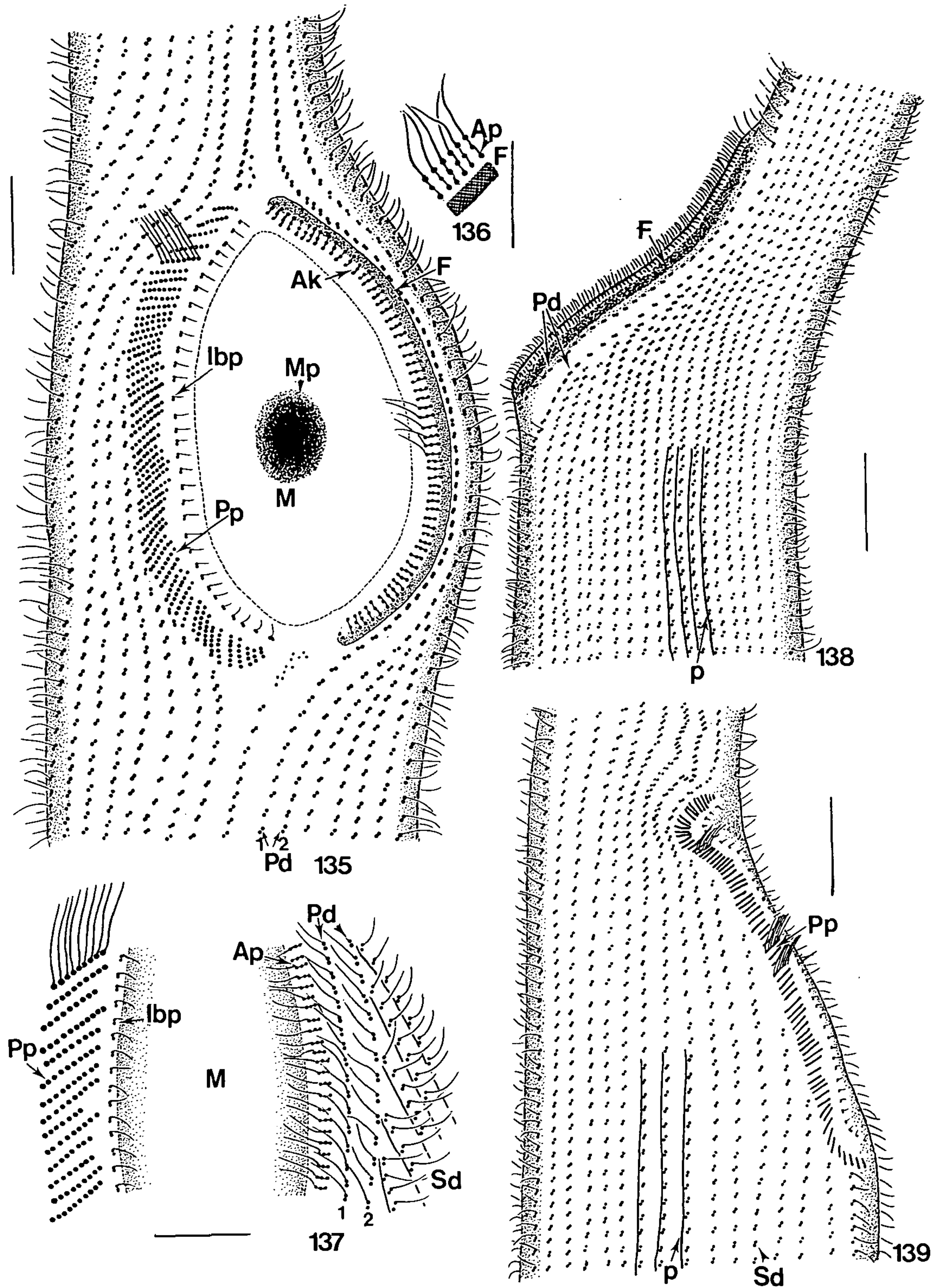
Le cilié s'est montré très résistant aux manipulations, sur le vivant supporte bien la micro-compression. Cet artifice permet ainsi de très bien percevoir les rosettes nucléaires et de nombreuses vacuoles. La bouche, disposée sur un petit plateau (Fig. 120), peut être observée longuement sur le vivant (Fig. 126). Elle peut s'ouvrir de façon considérable, la fente buccale se transformant en un cercle. Au centre de l'ouverture buccale, on observe toujours un grand amas de pigmentocystes. Les cils de la région adorale ne sont pas très longs et restent peu visibles. Par contre, la puissante

ciliature parorale est spectaculaire, ses cils battant l'eau, en synchronisme, à la manière des membranelles des ciliés dits supérieurs. Les cellules sont difficiles à fixer. La fixation suivant NOUZARÈDE (1977) entraîne, le plus souvent, la cytolyse totale, ou partielle, des ciliés. Les fixateurs plus énergiques (notamment les D_2 et D_3, DRAGESCO 1996, permettent une fixation plus correcte; mais la contraction du corps reste importante (comparer les Figures 117 et 127). Les cellules fixées mesurent de 730 à 1600 µm de long et de 40 à 140 µm de large. Les ciliés fixés montrent toujours une fente buccale dilatée, élargie. NOUZARÈDE (1977), a pu mettre en évidence sur *A. martinicense*, l'existence de fibres myonématiques entourant l'ouverture buccale, agissant à la manière d'un sphincter, Fig. 158).

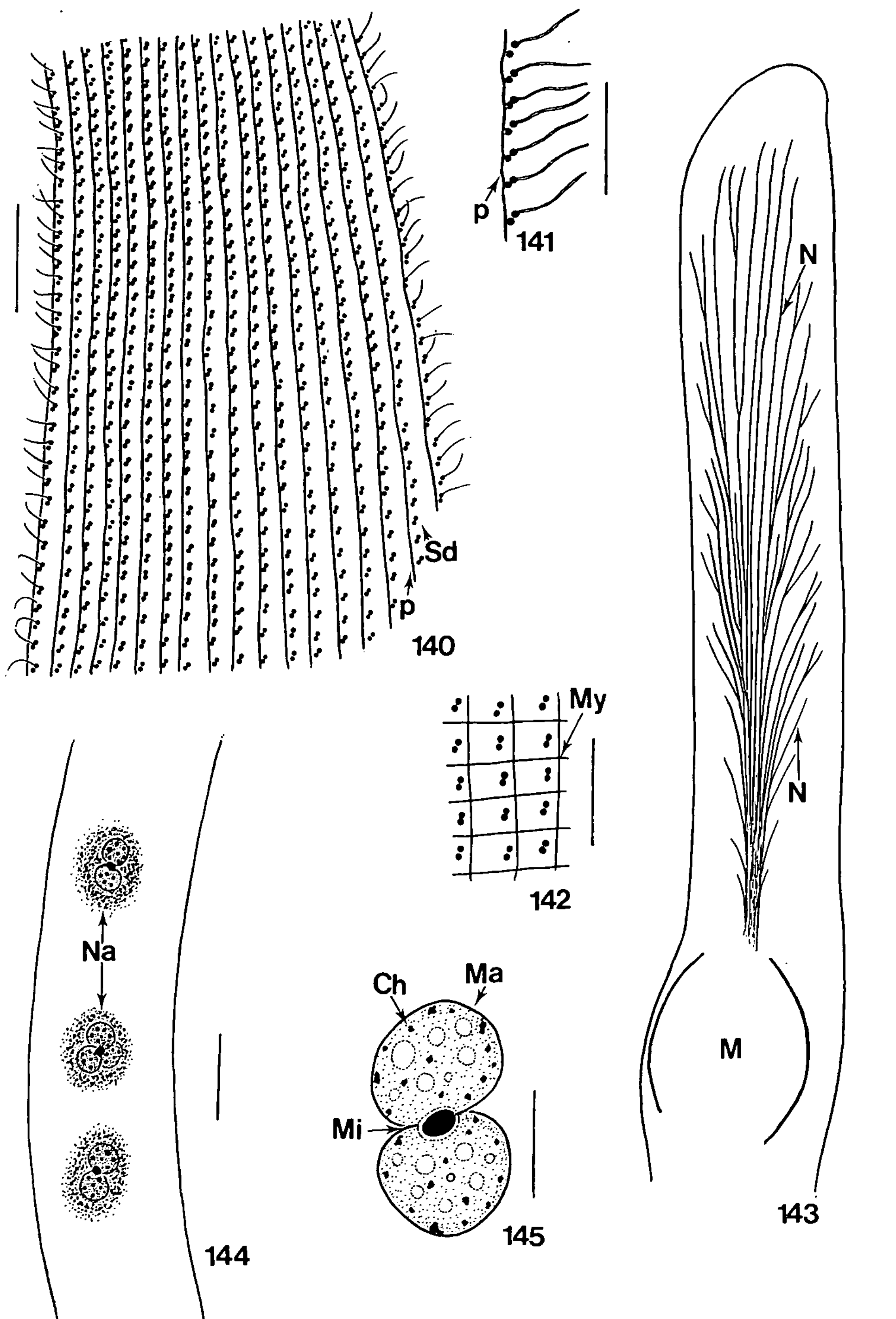
Table 5. Morphometric characteristics of *Avelia multinucleata*, measurements in µm.

Character	$\bar{x}$	M	SD	SE	CV	Min	Max	n
Body, length (in vivo)	1760.0	1600.0	597.13	133.58	33.9	1100	3200	20
Body, length (fixed)	1067.0	1025.0	186.70	2.43	17.5	730	1600	60
Body, width (in vivo)	79.0	70.0	38.17	8.53	48.3	40	190	21
Body, width (fixed)	76.0	75.0	21.71	2.77	28.6	40	140	62
Somatic kineties, number	58.7	59.0	3.62	1.09	6.2	54	67	12
Apex to mouth, distance	154.4	160.0	38.33	5.91	24.8	95	225	43
Mouth, length (in vivo)	47.4	47.0	14.36	47.86	30.3	30	70	10
Mouth, length (fixed)	32.7	33.0	5.34	1.00	16.3	25	45	38
Mouth, width (in vivo)	24.3	24.5	3.30	1.10	13.6	20	30	10
Mouth, width (fixed)	24.4	25.0	6.44	1.19	26.4	13	40	30
Nuclear "rosettes", number	2.7	2.7	0.96	0.08	35.8	1	5	141
Nuclear "rosettes", length	28.7	27	4.31	1.36	15.0	24	36	11
Macronuclei, number	6.4	6.0	2.52	0.20	39.4	4	16	151
Macronuclei, length	14.3	12.5	3.26	0.62	22.8	9	20	28
Macronuclei, width	11.8	12.0	2.97	0.57	25.2	6	19	28
Micronuclei, number	2.6	2.0	1.03	0.12	39.6	1	5	65
Paroral polykineties, number	65.0	65.0	9.24	3.08	14.2	52	77	10
Body head, width	23.4	24.0	2.37	0.54	10.1	19	27	20
Dikinetids, number in 10 µm	9.8	10.0	2.61	0.37	26.7	5	15	50

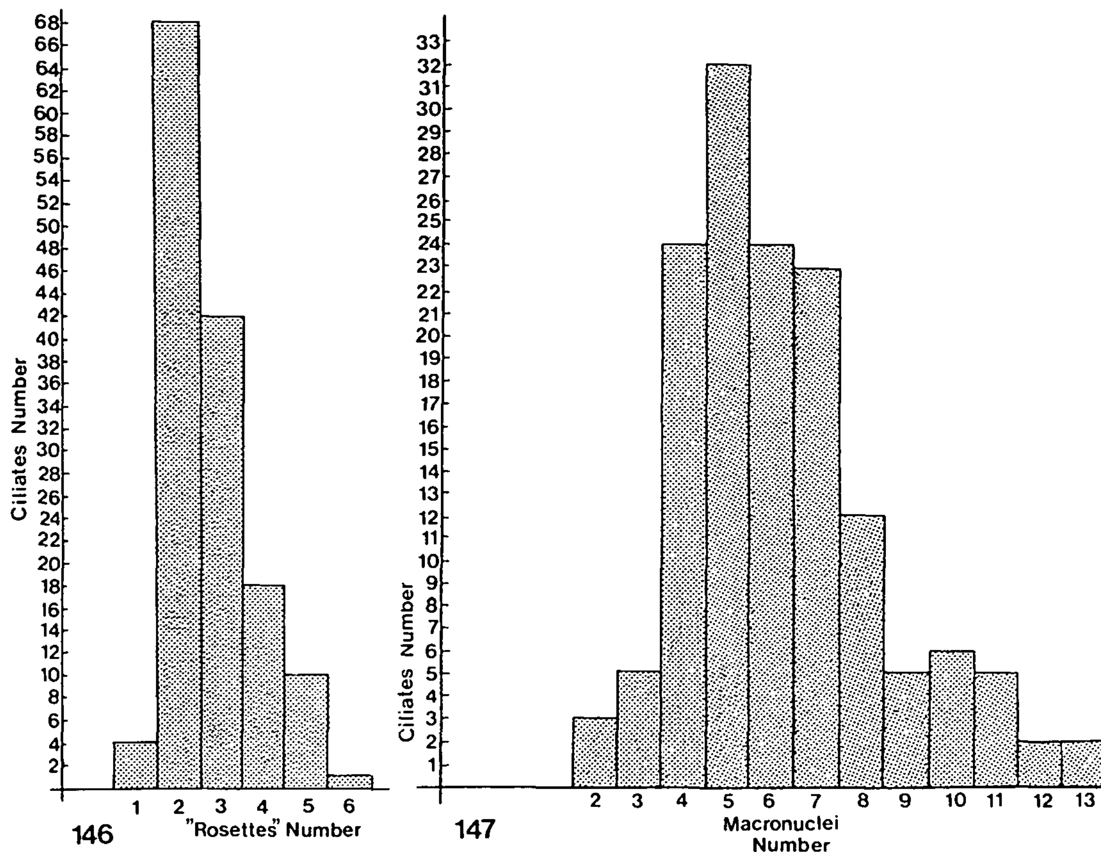
Les cinéties somatiques sont très difficiles à voir à cause de la grande épaisseur du corps et de la très forte densité en pigmentocystes et autres inclusions argyrophiles. Sur 12 spécimens le nombre de cinéties variait de 54 à 67. Les cinéties sont constituées de dicinétides. Leur disposition est méridienne et la cinétie ventrale médiane se poursuit, probablement par la cinétie intrabuccale parorale, et remonte ensuite jusqu'à l'apex de la cellule. Les dicinétides somatiques sont légèrement inclinées vers la droite (comme chez les Trachelocercides) et seul leur cinétosome antérieur porte un cil. Sur des préparations plus fortement imprégnées, on peut voir les dicinétides accompagnées de fibres postciliaires (postciliodesmata, Figs. 138, 139). Comme pratiquement chez toutes les Géleiides, les dicinétides somatiques sont disposées en files longitudinales (méridiennes) de manière à se trouver sur le même plan horizontal (équatorial), réalisant ainsi une double orientation (Figs. 139, 140).



Figs. 135-139: *Avelia multinucleata*. **135**: ventral ciliature, on the buccal region. **136**: detail of the adoral structures. **137**: detail of the buccal infraciliature. **138**: left side infraciliature at the buccal site. **139**: right side infraciliature at the buccal site. Scale bars = 5 µm (Fig. 136), 10 µm (others). Ak: adoral kineties, F: fibers ("dense zone"), Ibk: intrabuccal paroral kinety, M: mouth aperture, Mp: mouth pigmentocysts, p: postciliodesmata, Pd: peribuccal dikinetids, Pp: paroral polykineties, Sd: somatic dikinetids.



Figs. 140-145: *Avelia multinucleata*. **140**: dorsal somatic infraciliature. **141**: detail of somatic dikinetids. **142**: somatic dikinetids and myonems. **143**: simplified diagrams of apical nematodesmata. **144**: nuclear "rosettes", FEULGEN reaction. **145**: detail of macronuclei, FEULGEN nuclear reaction. Scale bars = 50 µm (Fig. 144), 20 µm (Fig. 143), 10 µm (others). Ch: chromocenters, M: mouth, Ma: macronucleus, Mi: micronucleus, My: myonems, N: nematodesmata, Na: nuclear apparatus, p: postciliodesmata, Sd: somatic dikinetids.



Figs. 146, 147: *Avelia multinucleata*. Histograms of the number of "rosettes" (n = 141) and macronuclei (n = 151).

Certaines cellules, fortement imprégnées, montrent un double réseau de fibres contractiles (myonèmes longitudinaux et transversaux, Fig. 142). Les dicinétides somatiques de la région du "cou" (au-dessus de la bouche) sont le départ de puissants et nombreux némadesmes (ou racines ciliaires ?), qui se réunissent en faisceaux venant se fondre dans l'amas de pigmentocystes de la région buccale (Fig. 143). Au niveau du plateau buccal, seules les cinéties somatiques marginales le contournent pour monter vers l'apex de l'appendice pré-buccal. Sur la gauche, seulement deux cinéties médianes longent la "zone dense" adorale (Figs. 135, 138). Huit à dix cinéties somatiques gauches buttent obliquement contre les deux cinéties péribuccales et les huit ou neuf situées le plus à gauche, montent jusqu'à l'apex.

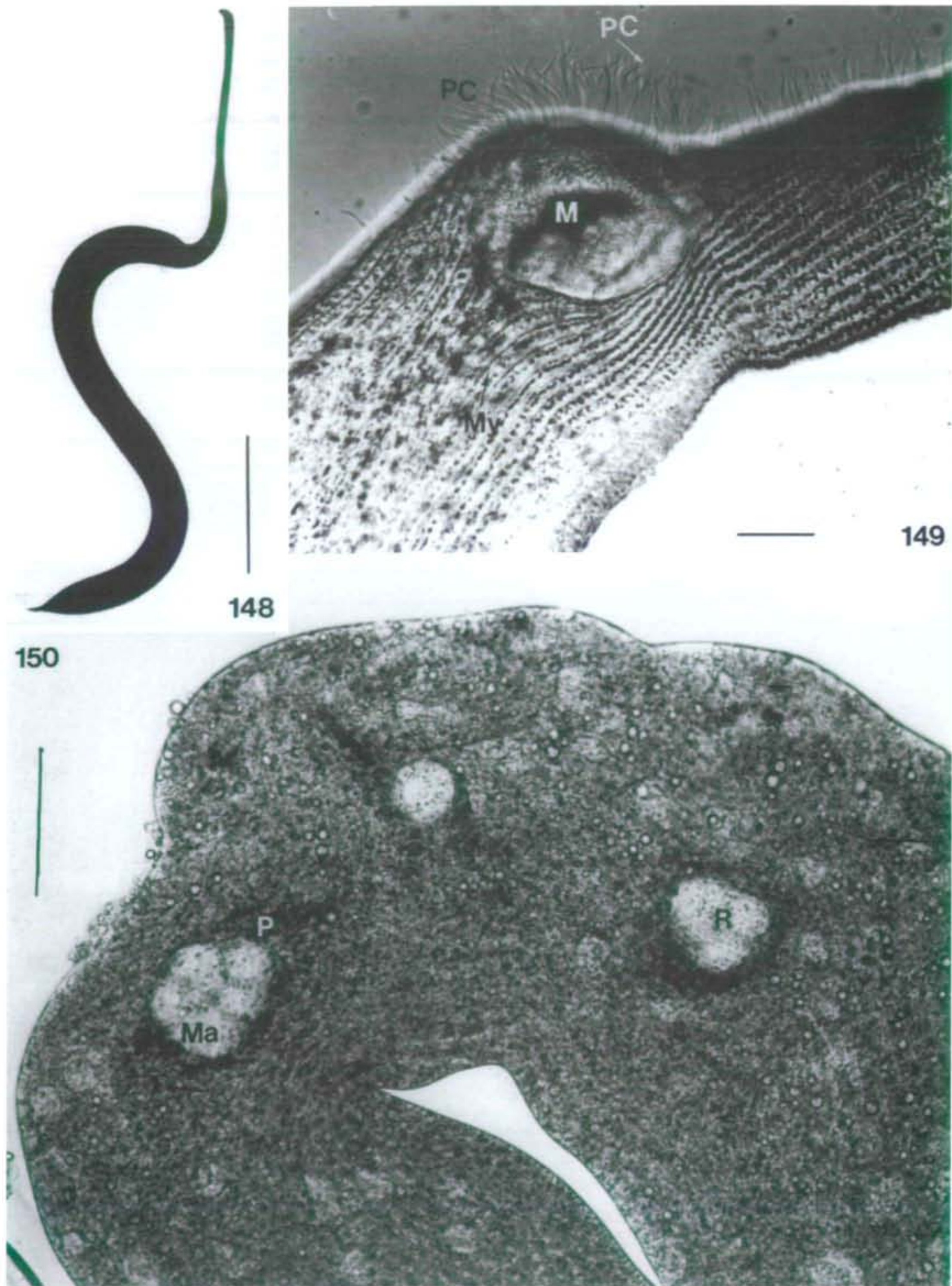
A droite, cinq à six cinéties somatiques buttent obliquement sur les polycinéties parorales tandis que seulement sept à huit montent jusqu'à l'apex de la cellule (plus les cinéties réellement dorsales).

L'ouverture buccale, en forme de fente élargie, est relativement petite (longueur 25 à 40 µm, largeur 13 à 40 µm). Elle est disposée sur le "cou" à une distance de 95 à 225 µm de l'apex de la cellule. La bouche peut s'ouvrir considérablement et devenir circulaire ou même plus large que longue (Fig. 126). A l'intérieur de la cavité buccale, près de la surface, on observe – sur tous les spécimens – une accumulation de pigment noirâtre rendant l'ouverture buccale virtuelle.

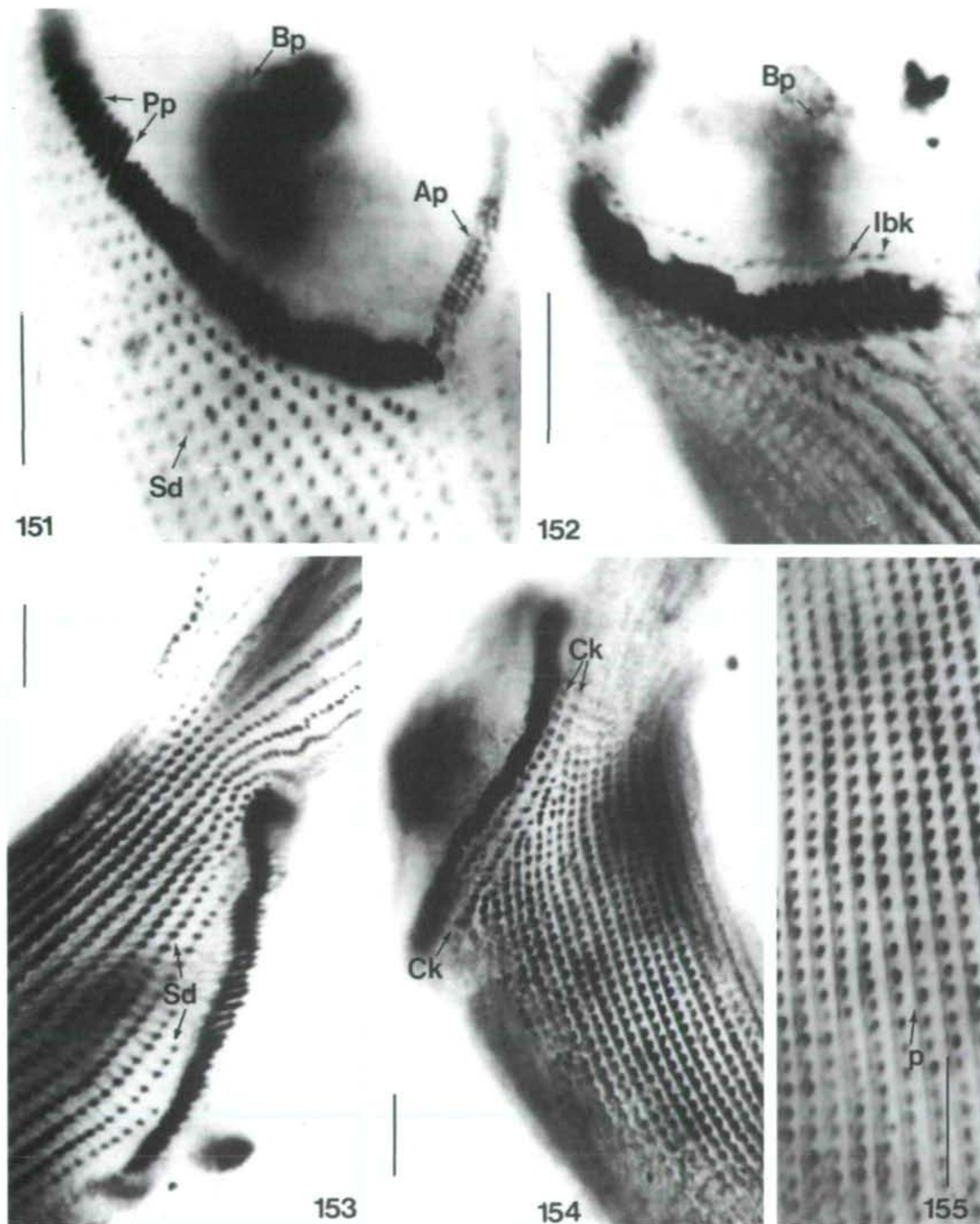
L'infraciliature buccale est assez particulière, la vue d'ensemble donne l'impression d'observer une bouche de *Geleia* réfléchie dans un miroir ! En effet, du côté adoral, on ne distingue qu'une série discrète de très courtes cinéties (vraisemblablement constituées de seulement trois cinétosomes, reliés entre eux (il est difficile de savoir s'il s'agit de dicinétides mais c'est très probable, vue l'unité de structure des Géleiides). Seul le cinétosome avant (dirigé vers l'ouverture buccale) serait cilié mais ce n'est pas certain. Cette série de cinéties adorales, quasi parallèles, denses, disposées en arc de cercle sont étroitement bordées par une "zone dense" (argyrophile) très semblable à celle que l'on peut observer en position parorale chez les Geleiidae et de deux cinéties péri-buccales. Du côté paroral, on retrouve l'omniprésente cinétie intrabuccale (constituée de dicinétides à orientation méridienne, dont seul le cinétosome apical porte un cil court et raide). Les polycinéties parorales sont longues et tout à fait semblables aux polycinéties adorales des *Geleia*. Au nombre de 52 à 77 elles sont constituées de sept à douze dicinétides, dont le cinétosome antérieur porte un long cil. L'ensemble des cils paroraux ont le même aspect et comportement que les cils adoraux des *Geleia* (d'où l'apparence de véritable inversion gauche/droite, au niveaux de la ciliature buccale des *Avelia* par rapport à ce que nous avons vu chez les *Geleia*, Figs. 134-137).

L'appareil nucléaire est difficile à étudier, car les imprégnations par le protargol rendent l'endoplasme du tronc si sombre que les rosettes nucléaires sont pratiquement indiscernables. *Avelia multinucleata* étant une des rarissimes espèces pourvues de plusieurs ensembles nucléaires, nous avons étudié quelques 150 spécimens, soit sur le vivant (avec forte microcompression) soit après fixation au SAN-FELICE et coloration par la réaction nucléale de FEULGEN. L'examen du Tableau 6 et des Figures 144 et 145, montrent que les populations de Sète comportent deux à cinq rosettes (ensembles nucléaires), constituées de quatre à 16 macronoyaux de deux à cinq micronoyaux, (moyenne : deux à trois rosettes, quatre à six macronoyaux, deux à trois micronoyaux). Les dimensions des macronoyaux sont plus grandes que chez la plupart des Géleiides : longueur de neuf à 20 µm, largeur six à 19 µm. Les micronoyaux sont ovoïdes et mesurent de deux à quatre µm de long. Les macronoyaux ne présentent pas de grandes sphères protéïques (comme chez la plupart des Géleiides) mais de nombreuses vacuoles, peu apparentes, et quelques chromocentres riches en ADN (Fig. 145).

Discussion : La cilié récolté, en quantité prodigieuse dans l'étang de Thau est un *Avelia* incontestable et correspond, presqu'en tous points, à l'espèce-type de NOUZARÈDE : *Avelia martinicense*. C'est surtout par son appareil nucléaire plus important que l'espèce de Sète se distingue de celle de la Martinique. En fait, on peut relever des différences assez nettes dans le détail de l'infraciliature buccale des deux espèces. Nous en discuterons ces différences dans l'analyse de *A. martinicense* et des autres espèces du genre *Avelia*. *A. multinucleata*, étant fréquente et extrêmement abondante dans l'étang de Thau, elle devrait nous permettre l'étude de la stomatogénèse (le jour où nous disposerons d'une technique d'imprégnation, fiable à plus de 1,8 % !).



Figs. 148-150: *Avelia multinucleata*. **148**: general shape of slightly contracted specimen, from life. **149**: mouth and paroral ciliature, somatic kineties, myonems, from life. **150**: nuclear "rosettes", from life. Scale bars = 250 µm (Fig. 148), 20 µm (Figs. 149, 150). M: mouth, Ma: macronuclei, My: myonem, P: pigmentocysts, PC: paroral ciliature, R: "rosette".



Figs. 151-155: *Avelia multinucleata*. **151**: adoral and paroral infraciliature. **152**: paroral infraciliature. **153**: right side somatic infraciliature. **154**: left side somatic infraciliature. **155**: ventral detailed infraciliature. Scale bars = 10 µm. Ap: adoral polykineties, Bp: buccal pigmentocysts, Ck: circumoral (or preoral) left kineties, Ibk: intrabuccal kinety, p: postciliodesmata, Pp: paroral polykineties, Sd: somatic dikinetids.

Avelia martinicense (NOUZARÈDE 1975) NOUZARÈDE 1977 (Figs. 156-158)

C'est l'espèce type du genre *Avelia*. Découverte à la Martinique, sa forme et sa taille sont tout à fait semblables à notre *Avelia multinucleata* (Figs. 148, 149). NOUZARÈDE (1975) a parfaitement défini les trois parties du corps : le "cou" effilé, portant la bouche, le corps (ou "tronc") cylindrique, contenant l'appareil nucléaire et l'extrémité caudale finissant en une courte pointe.

La description donnée par NOUZARÈDE est extrêmement succincte : ciliature somatique méridienne (environ 50 cinéties), appareil nucléaire constitué de deux macronoyaux (de sept à 10 µm de diamètre) et d'un unique micronoyau (ϕ = 3-5 µm). Couleur brune de la cellule, due à des pigmentocystes sphéroïdaux de 0,2 à 0,3 µm de hauteur (il s'agit, sans aucun doute, de petits pigmentocystes; l'auteur semblant ne pas avoir vu les plus volumineux, à moins que l'espèce de la Martinique en soit dépourvue). Les photomicrographies de NOUZARÈDE (1977), consacrées à l'infraciliature buccale de *A. martinicense*, ne sont guère convaincantes, on y voit **fort** peu de détails (planche VI, Figs. 1-5). Le dessin d'ensemble (que nous reproduisons Fig. 150) montre une ouverture buccale de forme très tourmentée entourée de myonèmes, une cinétie dite circumorale formée, **peut-être**, de la réunion d'une cinétie droite et d'une cinétie gauche. A notre avis, il s'agit de la cinétie parorale intrabuccale présente chez toutes les Géleiides. NOUZARÈDE figure fort bien le champ ciliaire paroral, constitué d'une trentaine de cinéties obliques, comprenant de trois à huit cinétosomes doubles. Du côté adoral, il figure un champ ciliaire "anarchique", constitué de dicinétides. Ces observations, basées surtout sur l'étude ultrastructurale au microscope électronique, sont – à notre avis – incertaines. Nous savons maintenant, que les Karyorelictides montrent une grande uniformité de structure, surtout en ce qui concerne leur infraciliature buccale, notamment au niveau de l'espèce. Etant donné que *A. martinicense* est quasi identique à l'*A. multinucleata*, nous ne doutons pas que son infraciliature adorale soit celle que nous avons décrite plus haut.

Peut-on considérer *A. martinicense* comme étant une espèce distincte de *A. multinucleata* ? NOUZARÈDE (1977) affirme que l'espèce de la Martinique ne possède qu'un seul ensemble nucléaire (deux macronoyaux et un micronoyau comme la plupart des Géleiides). Nous savons aussi que cet auteur a étudié *A. martinicense* durant des mois et qu'il a du manipuler des centaines de cellules. *Avelia martinicense* semble donc être une espèce distincte, caractérisée par son appareil nucléaire, peut-être par l'absence de gros pigmentocystes et aussi par des données morphométriques que nous ne possédons pas encore. De nouvelles recherches sont nécessaires pour savoir si *A. martinicense* ne serait pas plutôt une variante de *A. multinucleata* qui n'est pas l'espèce type, certes, mais qui est désormais infiniment mieux connue.

Avelia arcachonense (NOUZARÈDE 1975) NOUZARÈDE 1977 (Figs. 159-160)

D'après NOUZARÈDE (1977), cette espèce serait rarissime; il ne l'a trouvée qu'en petit nombre d'individus dans les sables d'Arcachon. La figure publiée nous montre une forme générale semblable à celle de *A. martinicense* (Fig. 151). Par ailleurs, *A. arcachonense* est tout aussi gigantesque et son appareil nucléaire du même type standard. Les photographies de la planche VII sont très peu convaincantes et peuvent aussi bien concerner les deux autres espèces d'*Avelia*. NOUZARÈDE évoque vaguement

une "allure" morphologique générale différente (région buccale quasi cylindrique) et une répartition géographique particulière. En fait, il ne nous donne aucune précision permettant de conclure à la validité de cette espèce. Dans ces conditions, nous ne pouvons l'accepter et nous la considérons, au mieux, comme une variante de *A. martinicense*.

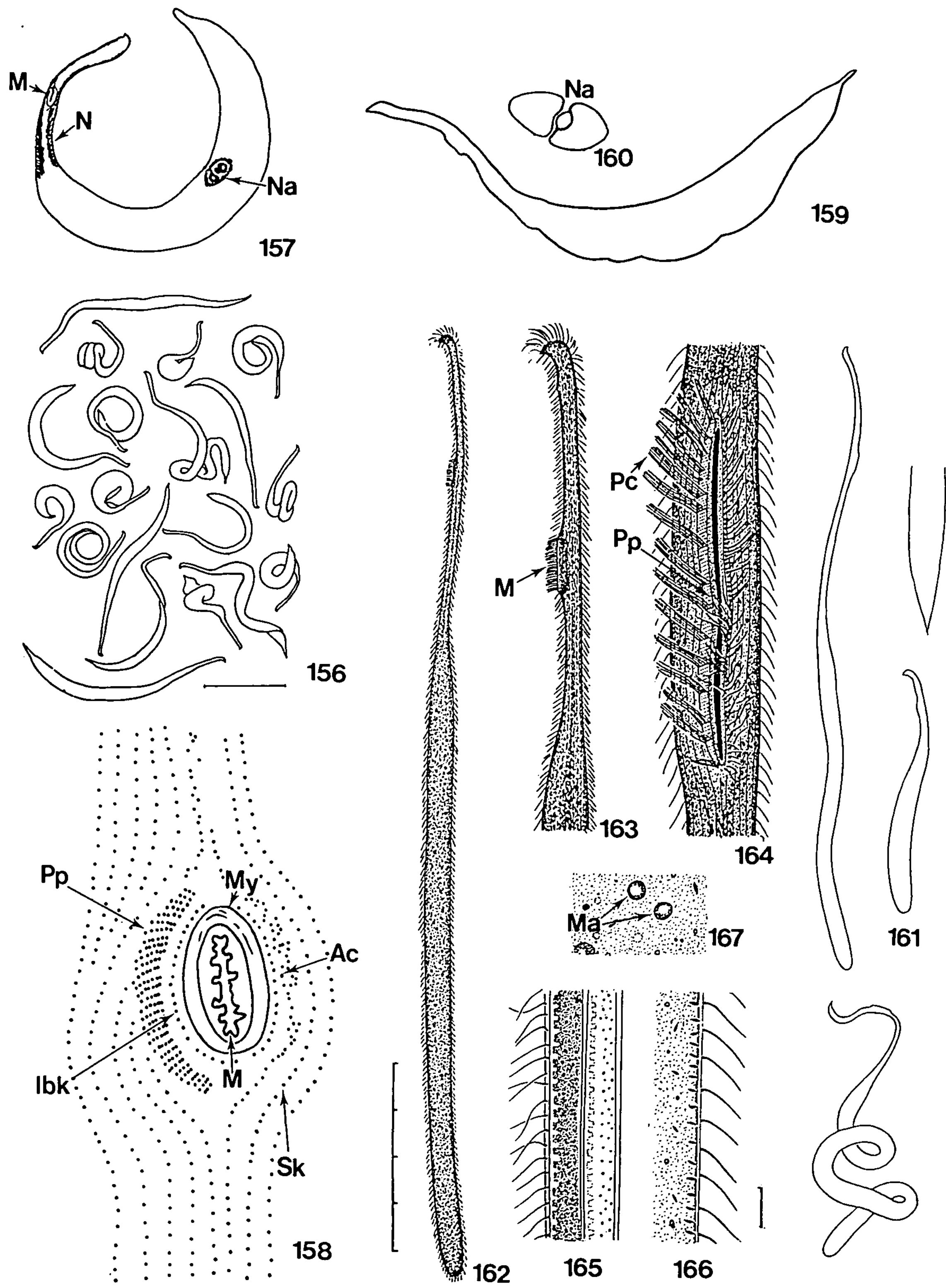
Avelia gigas (DRAGESCO 1954) NOUZARÈDE 1977 (Figs. 161-167)

(Synonyme : *Geleia gigas* DRAGESCO 1954)

Nous avions trouvé cette espèce (DRAGESCO 1954) d'abord dans les sables fins de Banyuls-sur-Mer (Méditerranée) puis dans l'Aber de Roscoff (DRAGESCO 1960).

De taille gigantesque (longueur dépassant 2000 µm en complète extension), *G. gigas* présentait une forme très différente de celle de toutes les *Geleia* connues à cette époque : un corps ("tronc") très allongé mais assez massif, pourvu d'un "cou" effilé et assez long, débutant par un bec apical (Figs. 162, 163). La bouche s'ouvrait sur un petit plateau, situé à peu près au centre du "cou". La fente buccale était relativement courte. Nous avions pu observer, sur le vivant (Fig. 164), la ciliature buccale en activité, c'est-à-dire de très longs cils paroraux provenant de cinéties obliques serrées ainsi que des cils adoraux, plus courts et plus raides. Malgré l'absence d'imprégnations par le protargol, cette image était évocatrice et NOUZARÈDE (1977) a eu tout a fait raison d'inclure *Geleia gigas* dans son nouveau genre *Avelia* (d'autant plus que la forme générale était très proche de celle de *A. martinicense*). La grande originalité de cette espèce concernait son appareil nucléaire, d'un type inédit chez les Géleiides, constitué de plusieurs **centaines** de macronoyaux et de nombreux micronoyaux (Fig. 167). Mais personne n'a revu cette espèce et n'a pu donc confirmer cette très surprenante particularité. Par ailleurs, le nombre de cinéties était de 55 à 58 (du même ordre de grandeur que chez les autres *Avelia*), l'ectoplasme montrait de nombreux pigmentocystes bruns de deux types différents (pouvant exploser sous l'action du vert de méthyle acétique). Les plus nombreux étaient petits et sphéroïdaux, les autres plus grands en forme de navette (Figs. 165, 166). *Avelia gigas* n'a, malheureusement, jamais été retrouvée. Il en existe peut-être plusieurs variétés car les spécimens de Roscoff présentaient une pointe caudale assez effilée (inexistante chez les individus de Banyuls (Figs. 161). *Avelia gigas* est une espèce intéressante; il faudrait donc essayer de la retrouver et d'étudier, à fond, son infraciliature ainsi que son surprenant appareil nucléaire.

Figs. 156-167: *Avelia* species. **156**: *Avelia martinicense* (NOUZARÈDE 1975), shape and size, from life. **157**: general morphology, fixed cell. **158**: ventral and buccal infraciliature, protargol impregnation. **159**: *Avelia arcachonense* (NOUZAREDE 1977), general shape, semi-contracted, from life. **160**: nuclear apparatus (156-160 from NOUZARÈDE 1977). **161, 162**: *Avelia gigas* (DRAGESCO 1954), general shape, from life. **163**: apical "neck", with mouth. **164**: mouth ciliature as seen from life. **165**: ectoplasmic pigmentocysts of two different sizes, from life. **166**: spindle shape big pigmentocysts, from life. **167**: small macronuclei, from life (162-167 from DRAGESCO 1960). Scale bars = 500 µm (Fig. 156), 4 x 100 µm (Fig. 162), 10 µm (Fig. 166). Ac: adoral infraciliature, Ibk: intrabuccal paroral kinety, M: mouth (or mouth aperture), Ma: macronucleus, My: myonems, N: nematodesmata, Na: nuclear apparatus, Pc: paroral ciliature, Pp: paroral polykinetids, Sk: somatic kineties.



M
N
Na
157
Na
160
159
156
Pp
My
Ac
Ibk
M
Sk
158
M
163
Pc
Pp
164
161
Ma
167
162
165
166

Genre *Parduczia* nov. gen.

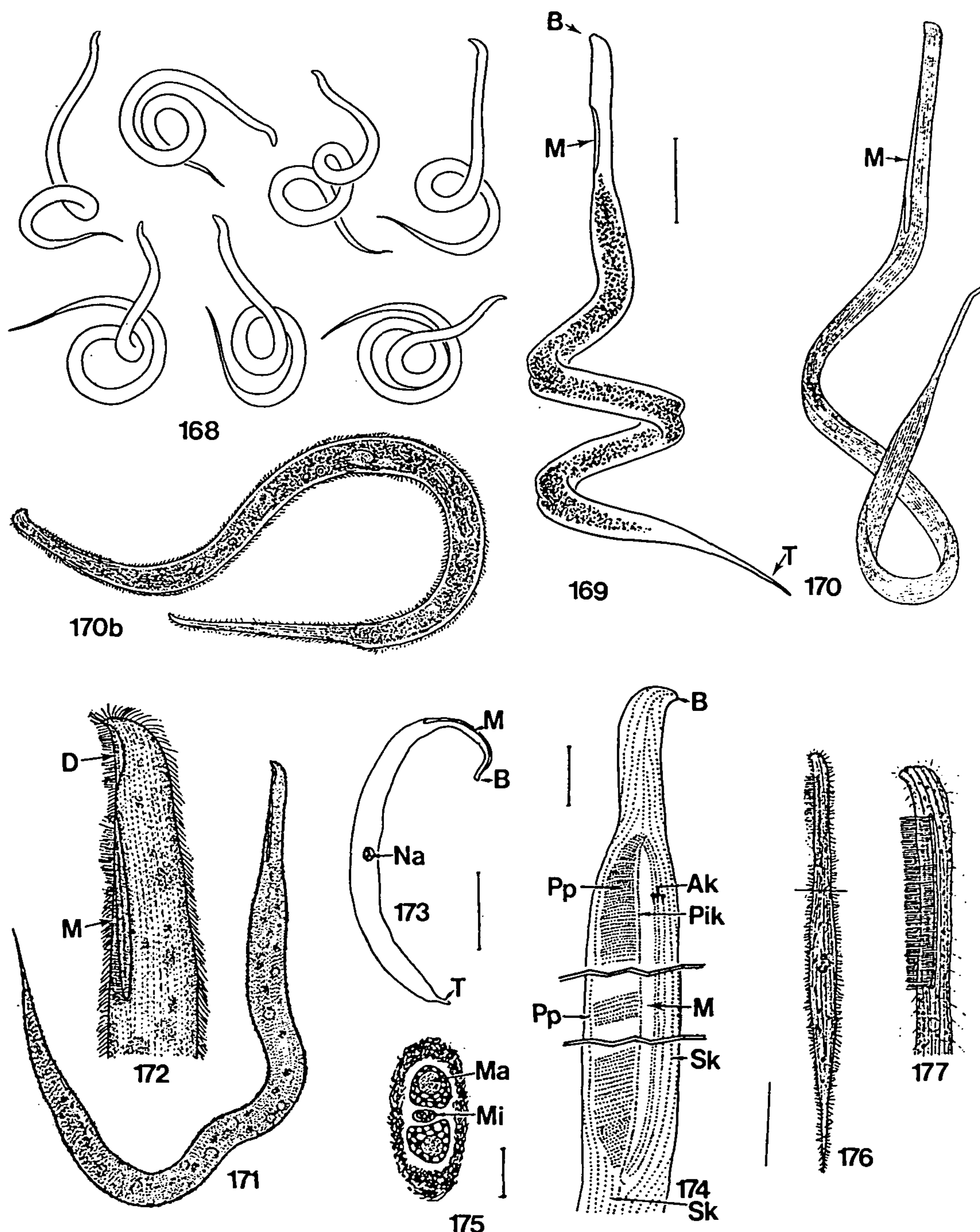
NOUZARÈDE (1977), dans sa description, des diverses espèces du genre *Geleia*, avait inclus des morphotypes qui s'écartaient notablement de ceux décrits par KAHL (1933) : *Geleia decolor*, *G. fossata*, *G. nigriceps*. Ces morphotypes aberrants s'en distinguaient par leur taille gigantesque, leur aspect serpentiforme à filiforme et leur longue fente buccale. La connaissance de leur infraciliature nous a permis de les classer dans la nouvelle famille des Aveliidae et dans le nouveau genre *Parduczia*.

Diagnose : Les *Parduczia* sont des ciliés géants, de forme très allongée à région antérieure amincie débutant par une sorte de bec. Leur région terminale est fine et pointue. Le long sillon buccal est nettement subapical. L'infraciliature buccale est constituée par des cinéties adorales très peu différenciées (l'une d'elles, incontestablement, buccale est suivie de trois autres cinéties prébuccales) et d'une ciliature parorale très apparente, constituée par une cinétie parorale intrabuccale, suivie par une longue série de polycinéties parallèles (inclinées à 45°-60° sur l'axe méridien) constituées de dicinétides portant une ciliature dense. Les cinéties somatiques contournent le sillon buccal et s'affrontent au niveau d'une cinétie médiane. La plupart des espèces possèdent l'appareil nucléaire "standard" des Geleiides : deux macronoyaux et un micronoyau mais quelques espèces sont multinucléés. L'espèce type est *Geleia orbis* FAURÉ-FREMIET 1950.

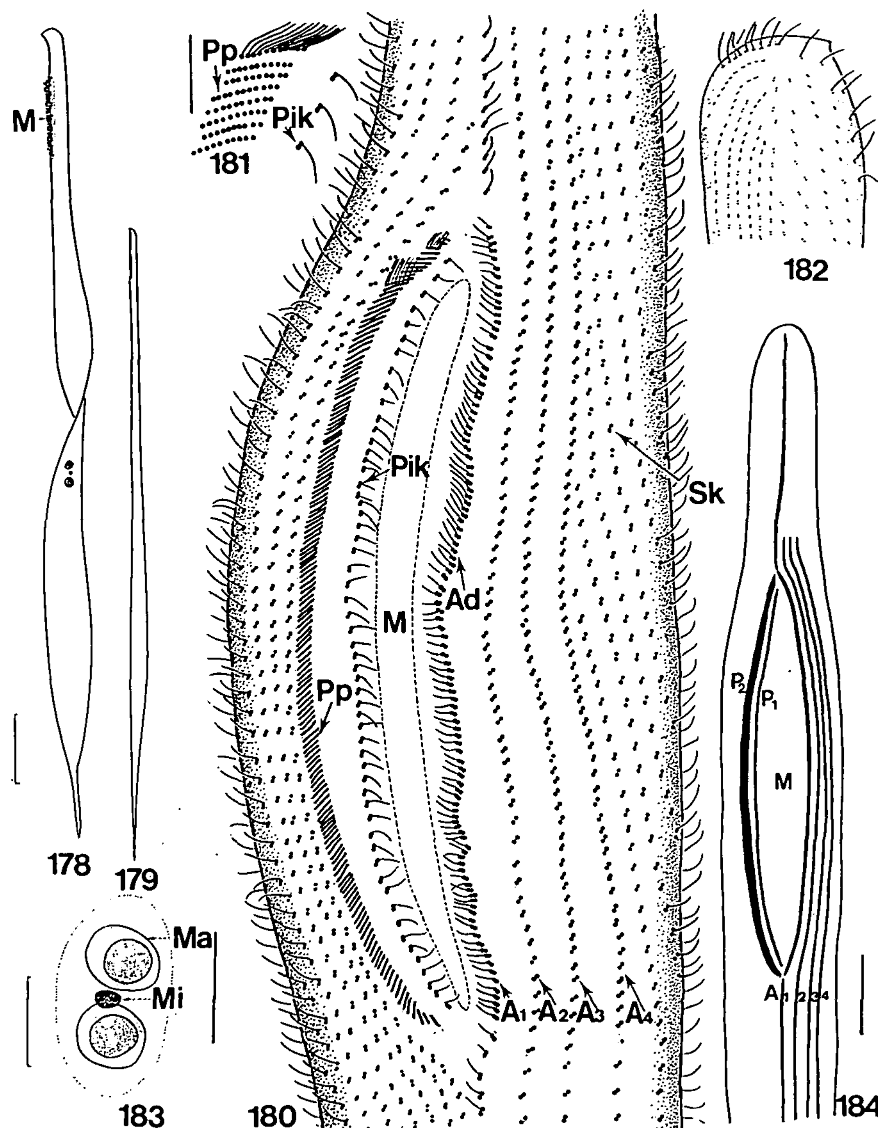
Parduczia orbis (FAURÉ-FREMIET 1950) nov. comb. (Figs. 168-184)

(Synonymes: *Geleia orbis* FAURÉ-FREMIET 1950, *Avelia orbis* (FAURÉ-FREMIET 1950) DRAGESCO & DRAGESCO-KERNÉIS 1986)

Cette espèce a été découverte par FAURÉ-FREMIET (1950) dans les sables de Bretagne. La description, très succincte, qu'il a publiée, pourrait concerner plusieurs espèces de *Parduczia*. FAURÉ-FREMIET qui l'a retrouvée à Woods-Hole (USA) en 1951, a bien figuré sa forme générale serpentiforme avec une région antérieure pourvue d'un bec, une fente buccale sub-apicale et une fine région postérieure, amincie en queue (Figs. 168, 169). Mais l'auteur ne donne aucune précision concernant le nombre de cinéties, l'appareil nucléaire ou la ciliature buccale. De sorte que sa description peut concerner toute espèce de *Parduczia*, dont la longueur atteint 1700 µm. FJELD (1955) a étudié, à fond, plusieurs centaines de spécimens de *P. orbis* qui, d'après lui, avait déjà été vue par CALKINS 1926 (qui l'avait décrite sous le nom de *Lionotus procerus*). L'espèce redécrite par FJELD (Figure 170) ressemble beaucoup à celle de FAURÉ-FREMIET mais la fente buccale des spécimens de Norvège, paraît bien plus allongée. Cette *P. orbis* était légèrement comprimée latéralement, mais sa section transversale devenait circulaire après fixation. FJELD est le premier à avoir observé les polycinéties parorales de *P. orbis* grâce à des colorations par l'hématoxyline ferrique. Il a aussi signalé, sur le vivant, l'existence d'une fossette pré-orale ainsi que celle de cils raides ("Tastborsten"), détails signalés par KAHL (1933) sur d'autres *Geleia*. L'auteur norvégien précise aussi que la longueur du corps, sur le vivant, variait de 1000 à 1500 µm (pour 35 µm de largeur), que les cinéties étaient au nombre de 32 à 40 et qu'il existait de nombreux pigmentocystes bruns. Dans l'endoplasme de *P. orbis*, FJELD a signalé des vacuoles, des diatomées ingérées et un appareil nucléaire "standard", constitué par deux macronoyaux et un micronoyau (son étude est porté sur plus de



Figs. 168-177: *Parduczia orbis*. **168**, **169**: general appearance view and coiled-shape of the cell, from life (from FAURÉ-FREMIET). **170**: general shape, from life, of Norway populations (from FJELD 1955). **171**: general shape, from life and **172**: anterior dimple and mouth, from life (from RAIKOV 1960; in fact these two drawings concern *P. murmanica*). **173**: general shape from life. **174**: buccal infraciliature. **175**: nuclear apparatus (173-175: from NOUZARÈDE 1977; these drawings do not concern the true *P. orbis*). **176**: general shape, from life. **177**: cilia of the mouth, from life (from RICCI et al. 1981; these last two figures do not concern *P. orbis*, but an indetermable species. Scale bars = 100 µm (Fig. 169), 200 µm (Figs. 173, 176), 20 µm (Fig. 174), 10 µm (Fig. 175). Ak: adoral kineties, B: beak, D: dimple, M: mouth, Ma: macronucleus, Mi: micronucleus, Na: nuclear apparatus, Pik: paroral intrabuccal kinety, Pp: paroral polykineties, Sk: somatic kineties, T: tail.



Figs. 178-184: *Parduczia orbis* (178, 179, 182, 183 from DRAGESCO & DRAGESCO-KERNÉIS 1986; 180, 181, 184 originals). **178**: shape and size from life. **179**: shape on elongated cells. **180**: buccal infraciliature of Bénin population. **181**: detail of paroral buccal infraciliature. **182**: right side somatic anterior infraciliature. **183**: nuclear apparatus. **184**: diagram of buccal infraciliature. Scale bars = 100 µm (Fig. 178), 10 µm (Figs. 180, 183), 5 µm (Fig. 181). A: adoral, A_1-A_4: adoral kineties, Ad: adoral dikineties, M: mouth, Ma: macronucleus, Mi: micronucleus, P_1, P_2: paroral ciliature, Pik: paroral intrabuccal kinety, Pp: paroral polykinety, Sk: somatic kineties.

100 spécimens et seuls quelques individus présentaient trois macronoyaux et deux micronoyaux); on doit considérer l'étude de FJELD comme la meilleure et la plus complète de l'espèce type du genre *Parduczia*.

Parduczia orbis a été signalée par de très nombreux auteurs. Mais l'identification de cette espèce reste très douteuse. Durant des décennies, toute Geleide géante et de forme très allongée étant automatiquement appelée *G. orbis*; il pouvait donc s'agir de plusieurs espèces de *Parduczia*. Nous signalerons ici seulement les observations les plus intéressantes : RAIKOV (1960) a décrit et figuré une *P. orbis* aberrante, très grande (1500-2500 µm). Pourvue de 60 cinéties et de **nombreux** noyaux (il s'agissait,

en fait, de *P. murmanica* que l'auteur russe décrivit plus tard en 1962). Mais RAIKOV avait fini par trouver aussi la véritable *P. orbis*, plus petite (1000-1300 µm) et pourvue de seulement 33 à 42 cinéties et de deux macronoyaux et un micronoyau. DRAGESCO (1960) pense avoir pu observer, à Roscoff et à Banyuls, l'espèce si bien décrite par FJELD, et se contente de signaler seulement que sa longueur varie de 700 à 1800 µm et que le nombre de cinéties est de 44 à 46. FENCHEL (1969) figure *P. orbis*, sans en donner la description (son dessin est assez convaincant mais peut convenir aussi à *P. murmanica*). BORROR (1972) affirme avoir retrouvé *P. orbis* dans le New Hampshire mais il s'agit d'une espèce différente, car les spécimens qu'il a observé présentaient 70 à 75 cinéties (au lieu de 32 à 46).

Enfin NOUZARÈDE (1977) retrouve, à plusieurs reprises, une espèce qu'il identifie à *Geleia orbis* des auteurs. Sa description écrite est convaincante : longueur totale jusqu'à 2000 µm (largeur = 50 µm), forme allongée, sillon buccal sub-apical etc. Mais si NOUZARÈDE confirme l'aplatissement latéral du corps, l'existence de 45 cinéties et d'un appareil nucléaire "standard" (2 Ma+1 Mi), il dessine (Fig. 173) une pointe caudale étrangement courte et une fente buccale très proche de l'apex et très longue. Même si l'identification de l'espèce reste donc douteuse, NOUZARÈDE est le premier à avoir pu décrire, avec des détails, l'infraciliature buccale d'une *Parduczia* : trois cinéties adorales, la cinétie parorale intrabuccale et les polycinéties parorales, constituées d'une quinzaine de dicinétides, reliées par des tractus et portant des némadesmes (Fig. 174). Malheureusement la figure qu'il publie n'est qu'un schéma basé, en grande partie, sur des photomicrographies prises au microscope électronique. Il est probable que la bouche, ainsi figurée, appartient à une autre espèce de *Parduczia*.

RICCI et al. (1982) ont signalé, en Somalie, un grand cilié de 1200 µm de longueur qu'ils ont identifié à *P. orbis* mais qui est, en réalité, une autre espèce, très large et massive et pourvue d'une fente buccale de plus de 200 µm (Figs. 176, 177).

Finalement DRAGESCO & DRAGESCO-KERNÉIS (1986) ont redécrit une *Avelia orbis*, récoltée dans les sables saumâtrés du Bénin (Afrique). L'aspect général (Fig. 178) et les dimensions de la fente buccale correspondent assez bien à ceux de *P. orbis*. Malheureusement, la figure de l'infraciliature buccale est très incomplète, inférieure à celle, plus ancienne, de NOUZARÈDE. Nous avons donc repris d'anciennes imprégnations par le protargol réalisées de 1978 à 1982 et nous les avons re-étudiées (1998). Nous avons pu ainsi, voir et figurer des détails que nous n'étions pas en mesure de comprendre il y a 17 ans; nous pouvons, aujourd'hui, proposer une nouvelle description (basée sur l'étude de seulement neuf spécimens) : *Parduczia orbis*, du Bénin, mesure de 1000 à 1500 µm de long, sur le vivant (488 à 850 µm sur cellules fixées). De 50 à 64 cinéties méridiennes (donc nettement plus que pour les populations européennes, environ 40 de moyenne). La fente buccale présente une longueur de 65 à 94 µm et une largeur de 10 à 20 µm (en fonction du degré de contraction). L'infraciliature buccale est typique du genre *Parduczia* (telle que nous l'avons définie plus haut) : du côté adoral, on n'observe qu'une seule vraie cinétie buccale gauche, constituée de dicinétides, très denses dont l'orientation est très différente de celle des cinéties somatiques (Fig. 180). Cette cinétie adorale est précédée par trois cinéties somatiques particulières, se distinguant par leur espacement et par la densité de leur dicinétides. De plus, les vraies cinéties somatiques gauches sont très légèrement obliques, devenant sécantes sur la première cinétie pré-orale. Du côté droit, on retrouve la cinétie parorale intrabuccale (présente

chez toutes les Geleiides) constituée de dicinétides à orientation méridienne, dont seul le cinétosome antérieur est cilifère. Cette cinétie parorale est accompagnée par une longue frange de 75 à 128 polycinéties, constituées par neuf à 12 dicinétides porteuses de longs cils. Comme chez toutes les *Parduczia*, la cinétie somatique ventrale médiane se continue par la cinétie adorale (avec modification d'orientation des dicinétides) et se dirige ensuite vers l'apex de la cellule, séparant ainsi les cinéties somatique gauches et droites qui s'affrontent à son niveau. L'appareil nucléaire est constitué par deux macronoyaux de sept à 11 µm de diamètre et un micronoyau intercalaire de trois à quatre µm.

Parduczia orbis devrait être très commune, ayant été signalée par de nombreux auteurs. Malheureusement, la plupart des identifications sont incertaines, car toutes les *Parduczia* présentent la même forme générale et toujours une dimension gigantesque (seule l'étude fine de l'infraciliature et la morphométrie peuvent définir les espèces). Pour l'instant, nous considérons que *Parduczia orbis* n'a été vue, avec certitude, que par FJELD et peut-être NOUZARÈDE (encore que ce dernier a figuré une espèce différente). Il est probable que la population du Bénin que nous venons de décrire, est assez proche de celle étudiée par FJELD malgré un nombre de cinéties un peu trop élevé. L'incertitude reste très grande quant à l'identification des populations observées par FAURÉ-FREMIET, FENCHEL et RICCI et al. voire certains spécimens de NOUZARÈDE. Toutefois, étant donné que les Figures publiées par FAURÉ-FREMIET peuvent parfaitement concerner *Parduczia orbis*, nous pensons que l'on peut considérer cet auteur comma le découvreur de l'espèce type de notre nouveau genre.

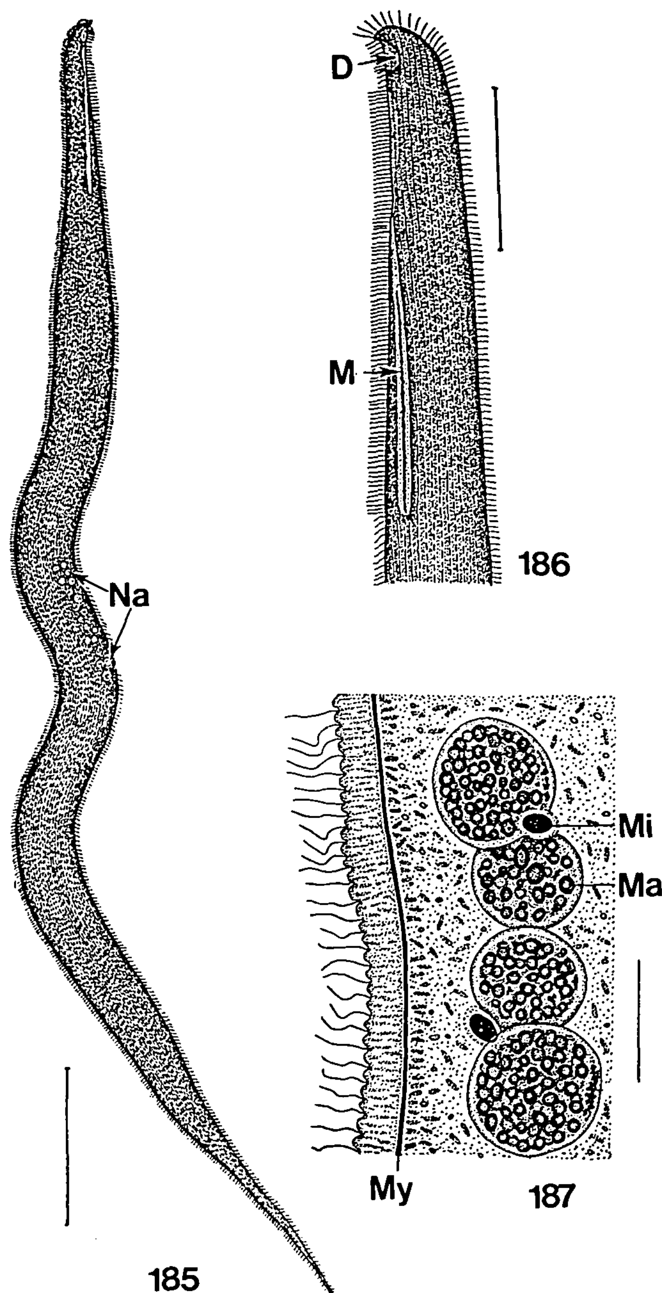
Parduczia murmanica (RAIKOV 1962) nov. comb. (Figs. 185-187)

(Synonyme : *Geleia murmanica* RAIKOV 1962)

Après l'avoir confondue avec *G. orbis* RAIKOV (1960, 1962) finit par décrire, comme espèce nouvelle, une *Geleia* géante, récoltée dans la mer de Barentz. Sa description est succincte mais ses excellentes Figures nous permettent d'admettre qu'il puisse s'agir effectivement d'une espèce particulière de *Parduczia* (Figs. 185-187).

La forme du corps est celle de *P. orbis* mais sa longueur varie de 1500 à 2500 µm, parfois même plus. Le sillon buccal est long de plus de 130 µm; il est précédé par une fossette prébuccale. Le nombre des cinéties, méridiennes, varierait de 56 à 62. RAIKOV a même pu observer les myonèmes sur le vivant. L'originalité de *P. murmanica* consiste dans son appareil nucléaire, non conforme, constitué de quatre à seize ensembles (rosettes) de deux macronoyaux, encadrant un micronoyau (d'où un total de 8 à 32 macronoyaux et 3 à 16 micronoyaux). Les macronoyaux sont sphéroïdaux et peu riches en ADN, les micronoyaux sont ovales.

Finalement *P. murmanica* se distingue de *P. orbis*, de façon indiscutable par son appareil nucléaire, sa taille presque deux fois plus grande et le faible aplatissement latéral du corps. Nous ne possédons aucune donnée concernant son infraciliature somatique et buccale. De nouvelles recherches sont nécessaires pour établir définitivement cette espèce multinucleé dans le genre *Parduczia*.



Figs. 185-187: *Parduczia murmanica* (RAIKOV 1962). **185**: general shape and morphology of slightly contracted cell, from life. **186**: anterior part of the body, with dimple, buccal split and buccal ciliature, from life. **187**: ectoplasm and part of nuclear apparatus, on fixed cells. Scale bars = 200 µm (Fig. 185), 50 µm (Fig. 186), 10 µm (Fig. 187). D: dimple, M: mouth, Ma: macronucleus, Mi: micronucleus (from RAIKOV 1962), My: myonem, Na: nuclear apparatus.

Parduczia filiformis (NOUZARÈDE 1977) nov. comb. (Figs. 188-221; Table 6)

(Synonyme : *Geleia filiformis* NOUZARÈDE 1977)

Découverte par NOUZARÈDE (1977) dans le sable coralligène de la Martinique, cette espèce avait été décrite de façon extrêmement sommaire et illustrée de quelques photos peu détaillées. Sa forme générale très allongée, sa nage particulière avec des stades d'enroulement en hélice, sa contraction „en ressort à boudin", la présence d'un bec apical peu prononcé et d'environ 45 cinéties nous permettent d'identifier certaines *Parduczia* de l'étang de Thau à l'espèce de la Martinique.

Nous avons pu recolter *Parduczia filiformis* en quantité inimaginable (dizaines de milliers de spécimens) dans la partie nord de l'étang de Thau (à une profondeur de 50 à 60 cm, dans un sable fin, très riche en matières organiques) en compagnie de *Avelia multinucleata* n. sp. et de *Geleia major*.

Malgré le nombre quasi illimité de cellules disponibles, l'étude de *P. filiformis* a été extrêmement difficile. Comme pour *Avelia multinucleata* nous avons du fixer et imprégner par le protargol, des milliers de cellules pour finalement ne disposer que d'une vingtaine de spécimens montrant clairement les détails de l'infraciliature.

R e d e s c r i p t i o n : *P. filiformis* est une espèce géante. Sur le vivant, la longueur varie de 1500 à 3400 µm, et la largeur de 25 à 65 µm (suivant l'état de contraction de la cellule). Sur spécimens fixés, la longueur varie de 575 à 1860 µm, et la largeur de

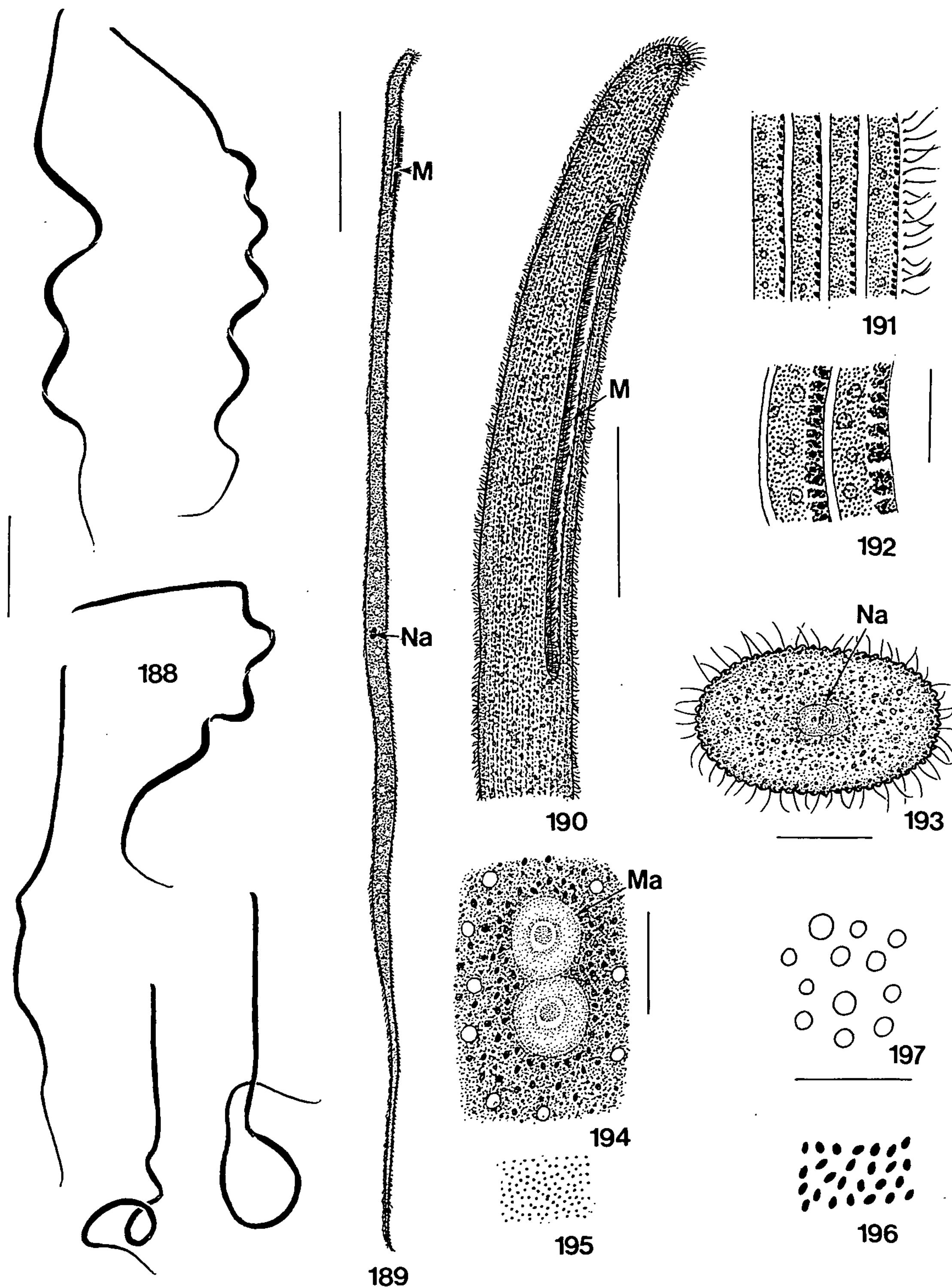
35 à 110 µm. Observée en boîte de PETRI, *P. filiformis* montre une tendance à s'enrouler en hélice ou en ressort (Fig. 188). Le corps est réellement filiforme et légèrement aplati latéralement. Le bec antérieur est très peu prononcé, voire absent, tandis que la région terminale est très fine, à pointe légèrement déjetée de côté. Souple et très contractile, *P. filiformis* est de couleur très foncée, presque noire, par suite de la présence de pigmentocystes bruns de deux tailles différentes (Figs. 191, 192, 195, 196, 214, 215) disposés aussi bien dans l'ectoplasme, entre les cinéties, que dans l'endoplasme où ils s'accumulent autour de l'appareil nucléaire. L'endoplasme contient aussi des inclusions discoïdales très claires, des vacuoles de tailles variées et des diatomées ingérées. Sur le vivant, on observe aussi la longe fente buccale subapicale porteuse d'une ciliature parorale serrée (Figs. 190, 216).

Après fixation, les cellules se contractent beaucoup et deviennent massives avec un apex arrondi et une queue fine et pointue (Fig. 198). L'infraciliature somatique est constituée par 40 à 62 cinéties. Les cinéties sont méridiennes au niveau de la fente buccale qu'elles longent. Les cinéties somatiques gauches et droites s'incurvent dans la région apicale et viennent buter contre une cinétie somatique médiane (prolongement de la cinétie adorale interne, Figs. 199, 202). Du côté dorsal, les cinéties somatiques sont à peu près parallèles (Figs. 201, 208, 221). Dans les régions moyennes du corps, les dicinétides sont disposées sur la même rangée horizontale de manière à former un damier caractéristique (Figs. 203, 204, 208, 221). Des imprégnations plus poussées montrent l'existence de deux sortes de fibres contractiles (myonèmes), les unes longitudinales, les autres transversales plus profondes (Fig. 209). Dans quelques cas exceptionnels, on peut imprégner aussi l'argyrome, à mailles ovales, centrées sur la dicinétide (Fig. 210).

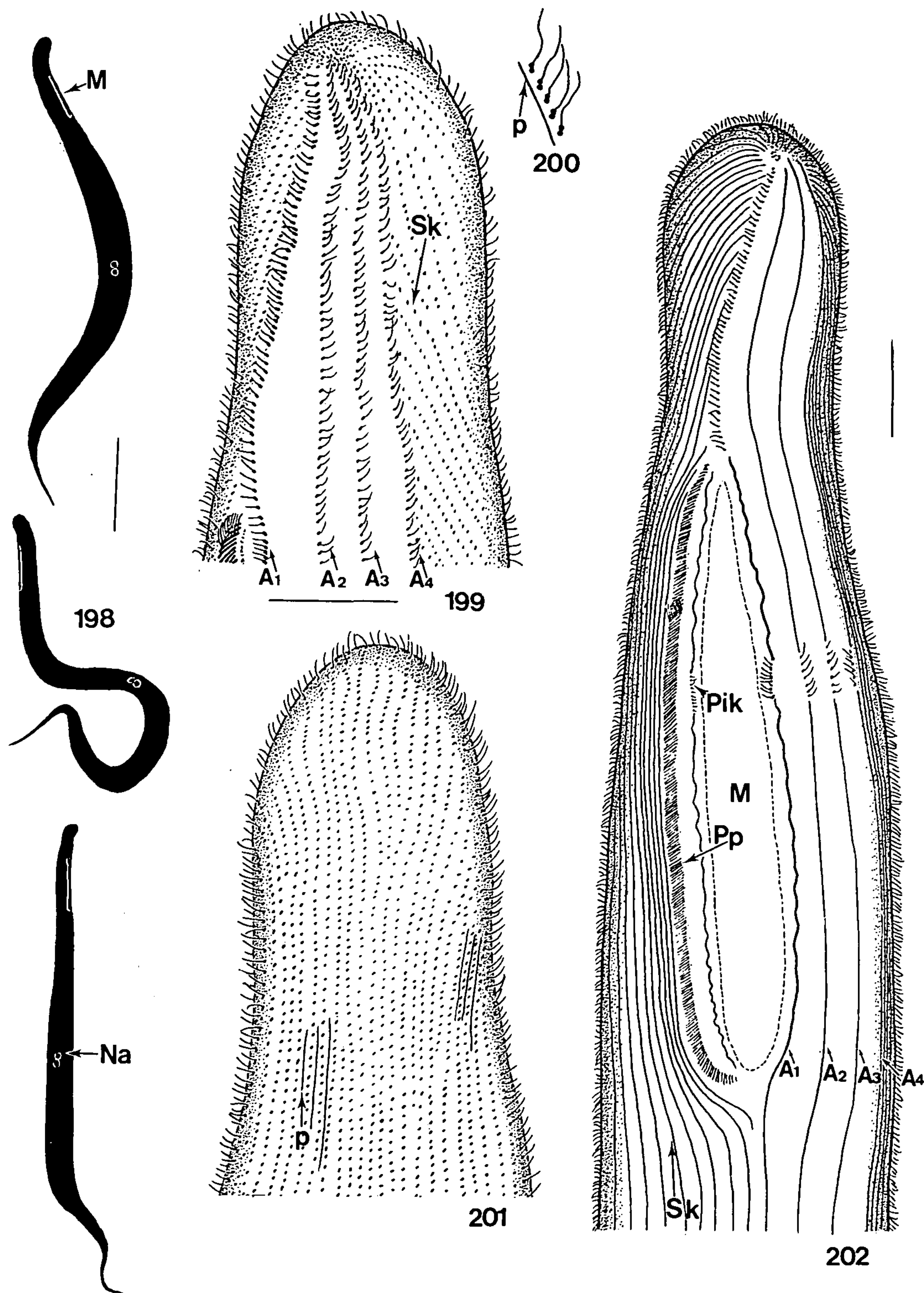
L'ouverture buccale est une fente allongée (longue de 140 µm en moyenne) débutant à 75 µm de l'apex de la cellule.

Table 6. Morphometric characteristics of *Parduczia filiformis*, measurements in µm.

Character	$\bar{x}$	M	SD	SE	CV	Min	Max	n
Body, length (from life)	2370.0	2400	435.49	63.57	18.4	1500	3400	47
Body, length (fixed cells)	1132.0	1140	227.31	28.41	20.1	575	1860	65
Body, width (from life)	43.0	45	9.23	1.71	21.5	25	65	30
Body, width (fixed cells)	77.1	75	18.33	2.31	23.8	35	110	64
Somatic kineties, number	50.0	-	-	-	-	40	62	5
Apex to mouth, distance	75.0	75	10.79	1.68	14.4	50	98	43
Mouth, length	142.4	140	22.18	3.69	15.6	100	200	37
Mouth, width	22.8	22	5.08	0.92	22.3	17	39	31
Macronucleus, length	13.0	13	1.79	0.24	13.8	8	18	54
Macronucleus, width	10.9	11	1.49	0.21	13.7	6	15	50
Paroral polykineties, number	150.0	-	-	-	-	84	190	6
Paroral polykineties, dikinetids number	13.0	-	-	-	-	10	16	6
Paroral polykineties, length	6.6	7	1.58	0.34	23.2	5	10	22
Spacing between somatic kineties	3.1	3	1.62	0.35	53.1	1	7	28
Dikinetids, number in 10 µm	7.0	8	2.28	0.43	27.8	5	13	22
Micronucleus, length	5.0	-	-	-	-	4	6	5



Figs. 188-197: *Parduczia filiformis* (NOUZARÈDE 1977). **188**: size and shape, from life, as seen in PETRI dishes without compression. **189**: general shape, slightly contracted, from life. **190**: anterior part with the mouth slit from life. **191**: interkinetic pigmentocysts, from life. **192**: the same on contracted cells, from life. **193**: theoretical section of the body, from life. **194**: nuclear apparatus surrounded by pigmentocysts and inclusions, from life. **195**: small pigmentocysts. **196**: bigger, oval pigmentocysts. **197**: discoidal endoplasmic inclusions. Scale bars = 250 µm (Fig. 188), 100 µm (Fig. 189), 50 µm (Fig. 190), 25 µm (Fig. 193), 10 µm (others). M: mouth, Ma: macronucleus, Na: nuclear apparatus.



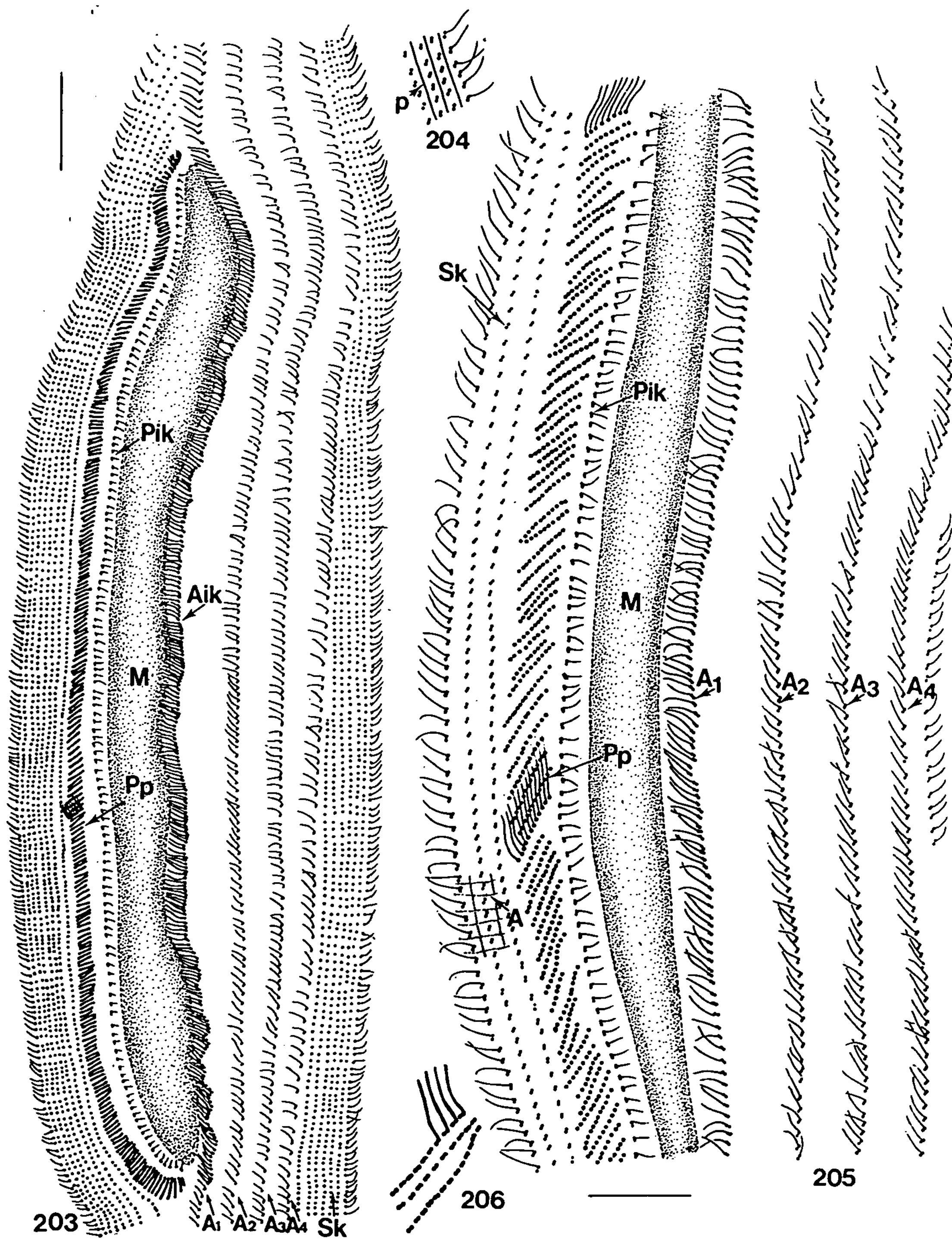
Figs. 198-202: *Parduczia filiformis*. **198**: shape and size on fixed specimens. **199**: ventral prebuccal infraciliature. **200**: dikinetids of left side anterior ciliature. **201**: antero-dorsal infraciliature. **202**: diagram of the buccal infraciliature. Scale bars = 200 µm (Fig. 198), 20 µm (Figs. 199, 201, 202). A_1-A_4: adoral kineties, M: mouth or buccal aperture, Na: nuclear apparatus, p: postciliodesmata, Pik: paroral intrabuccal kinety, Pp: paroral polykineties, Sk: somatic kineties.

L'infraciliature buccale est caractéristique du genre *Parduczia* (Fig. 202) : En position adorale on voit, très clairement, quatre cinéties buccales, différentes des cinéties somatiques gauches par leur disposition strictement méridienne, leur grand espacement et la densité de leur dicinétides (Figs. 202, 218, 220). La cinétie adorale la plus interne (péribuccale) est très particulière tant par l'extrême densité de ces dicinétides (Figs. 203, 205, 218) que par l'orientation de ces dernières (inclinées non pas de 30-40°, vers la droite, par rapport à la méridienne, mais dirigées vers la gauche, vers l'intérieur de la fente buccale, Figs. 205, 218). Cette cinétie adorale interne se continue jusqu'à l'apex de la cellule, restant toujours la plus apparente, pourvue de cils longs et raides. Elle n'est, probablement, que la continuation de la cinétie ventrale médiane (n° 0 ?). Trois autres cinéties adorales présentent des dicinétides à orientation normale mais se distinguent des cinéties somatiques gauches par leur grand écartement, la densité des dicinétides (Figs. 218, 220) et leur trajet rectiligne, allant jusqu'à l'apex de la cellule. Nous pensons que l'on peut appeler ces cinéties prébuccales. Les cinéties somatiques gauches présentent un trajet différent; elles quittent la disposition méridienne pour s'incliner, progressivement, de gauche vers la droite, pour venir buter contre la 3ème cinétie pré-orale (Fig. 220).

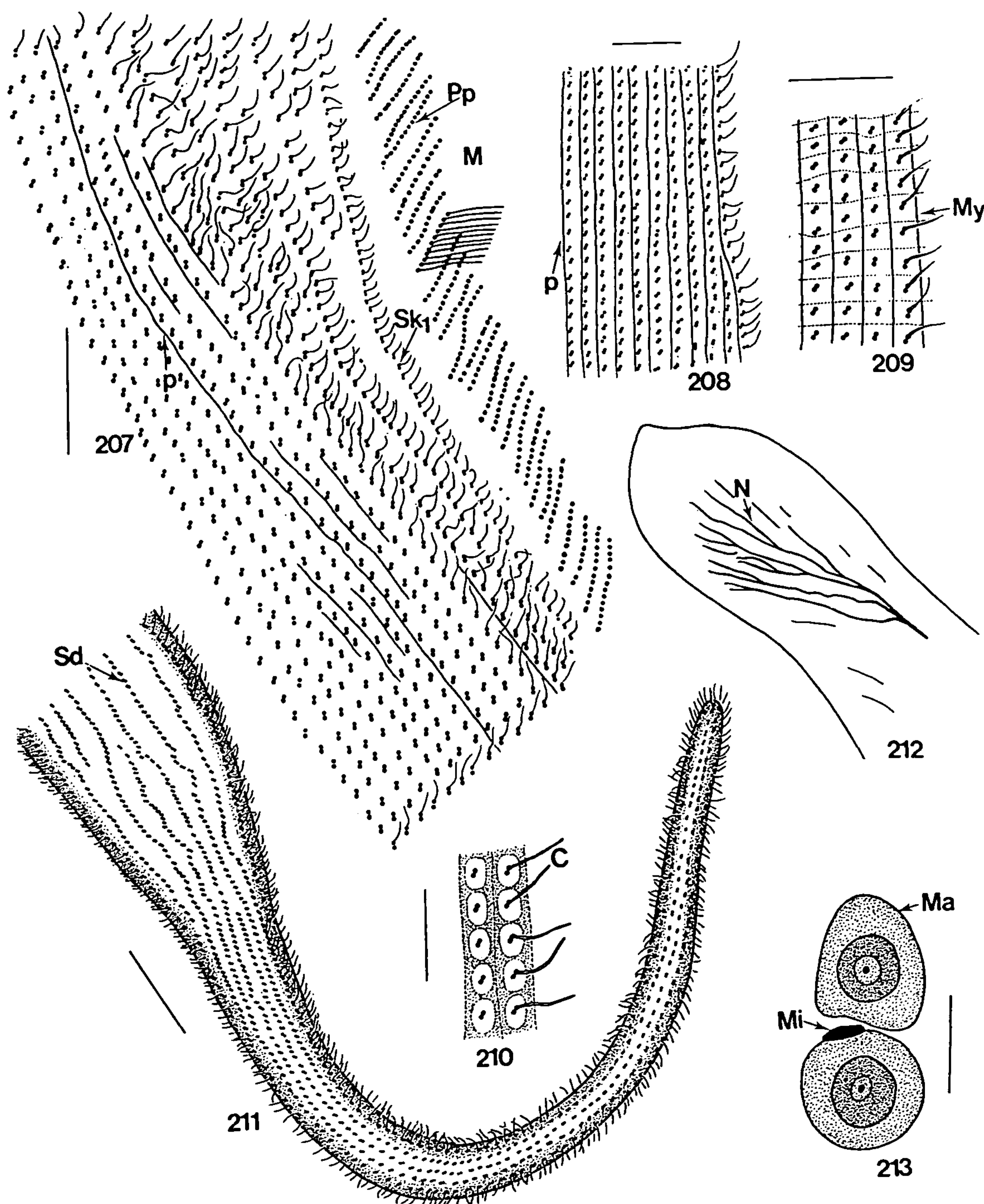
Du côté droit, la ciliature buccale est beaucoup plus spécialisée : On y voit d'abord la cinétie parorale intrabuccale (interne) qui est constituée de dicinétides, à orientation méridienne, dont les cils issus du cinétosome apical, sont courts, raides, et dirigés vers l'ouverture buccale. Contrairement au genre *Geleia* et *Avelia*, où cette cinétie pourrait être le prolongement de la cinétie ventrale médiane, dans le cas des *Parduczia* cette cinétie parorale intrabuccale semble être indépendante des cinéties somatiques. Comme toutes les Aveliidae, *P. filiformis* déploie une longue frange de polycinéties parorales, au nombre de 84 à 190 (la plupart de ces structures sont trop fortement imprégnées par le protargol et leur décompte est très difficile Figs. 203, 205, 219). Ces polycinéties sont parallèles entre elles et inclinées à 45° sur la méridienne (axe buccal). Elles sont constituées de 10 à 15 dicinétides, dont les cinétosomes antérieurs portent un long cil (Fig. 206). L'ensemble des cils buccaux paroraux battent en synchronisme. Les cinéties somatiques droites contournent la frange de polycinéties parorales et viennent buter, obliquement, contre la cinétie médiane (continuation de la cinétie adorale interne). Les cinéties somatiques gauches et droites viennent s'affronter au niveau de l'apex (Fig. 202). La première cinétie somatique droite qui longe – de très près – la frange de polycinéties parorales est particulière : ses dicinétides sont extrêmement denses (serrées) et portent des cils courts (Fig. 207).

Comme chez beaucoup de Geleiides, les dicinétides de la région prébuccale sont à l'origine de très puissants némadesmes qui ont tendance à se rassembler en un faisceau unique (Fig. 212). L'appareil nucléaire est de type "standard", c'est-à-dire constitué par deux macronoyaux de 13 µm de long sur 11 µm de large et un micronucleus ovale, intercalaire, de quatre à 5,5 µm de long.

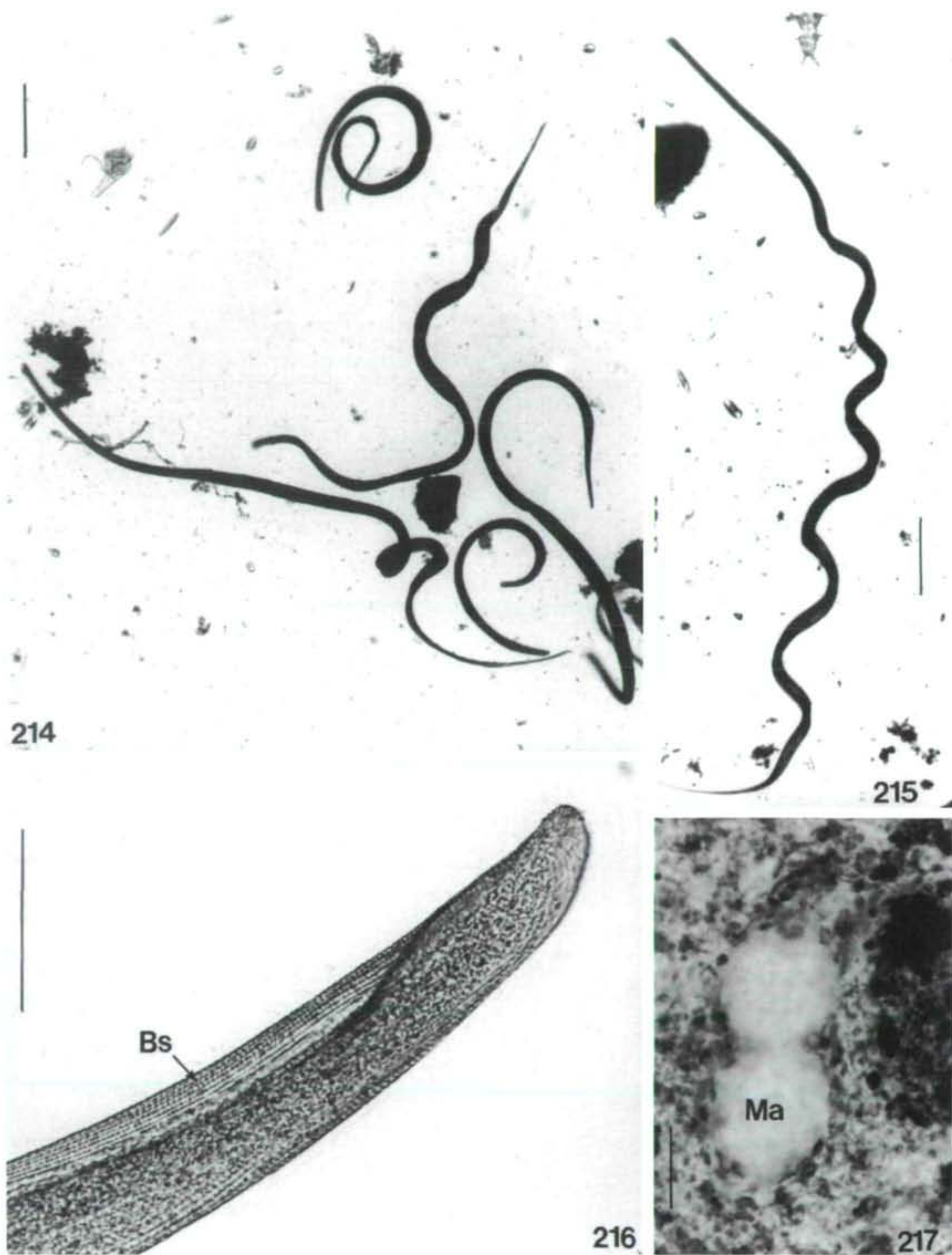
Parduczia filiformis se différencie facilement de *P. orbis* car cette dernière est plus massive et plus petite, sa fente buccale est plus courte, le nombre de polycinéties plus faible. *P. filiformis* est dépourvue du bec apical, si prononcé chez *P. orbis*, et sa pointe caudale est plus longue et plus fine. *P. murmanica* est aussi longue que *P. filiformis* mais beaucoup plus massive et pourvue d'un appareil nucléaire atypique. Par ailleurs *P. filiformis* est probablement une espèce commune que l'on peut récolter en grande quantité. Elle a du être observée, plus d'une fois, mais on a du souvent la confondre avec les autres espèces d'Aveliidae.



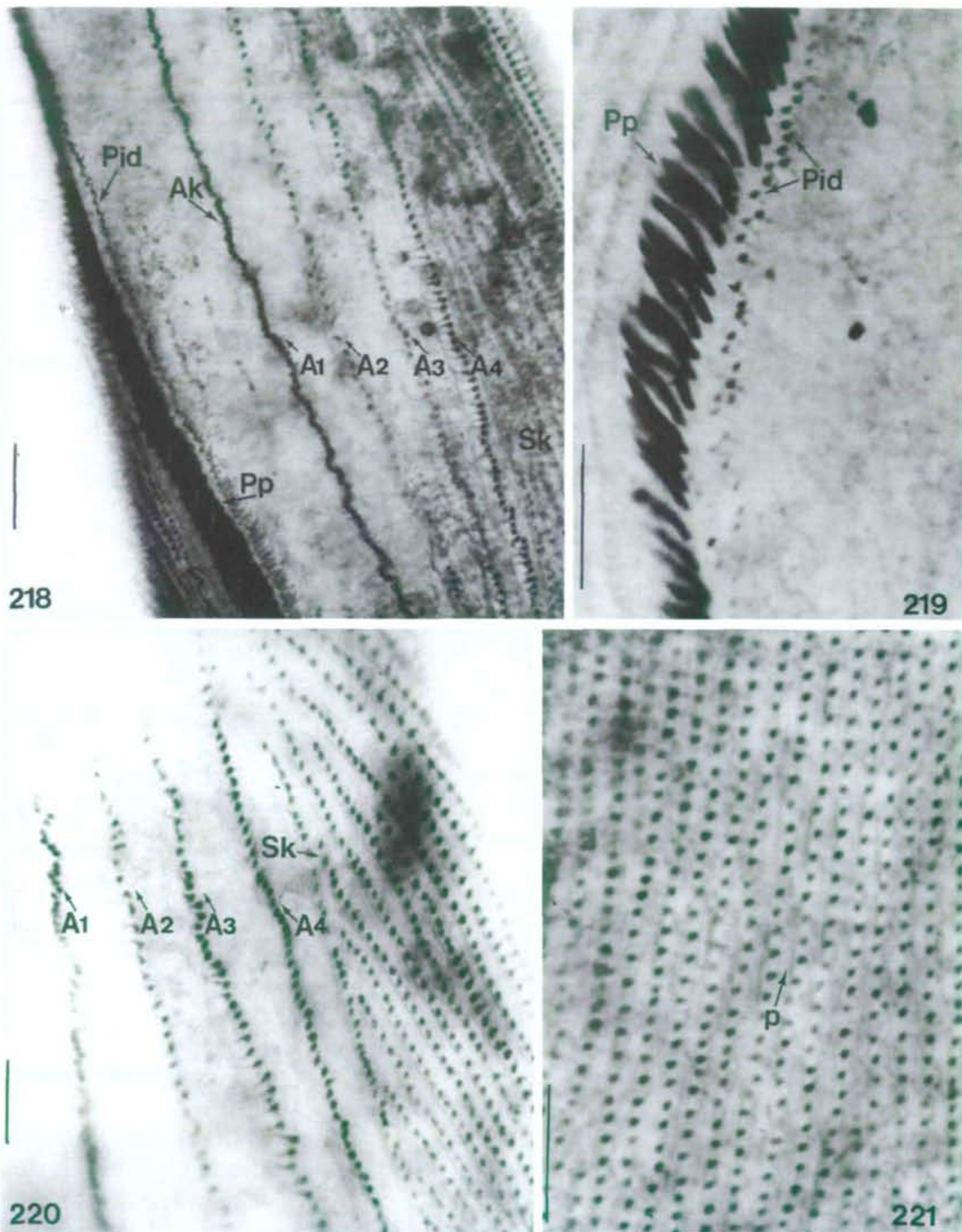
Figs. 203-206: *Parduczia filiformis*. **203**: buccal infraciliature, protargol impregnation. **204**: detail of the somatic dikinetids. **205**: detail of the buccal infraciliature, protargol impregnation. **206**: dikinetids of the paroral polykineties. Scale bars = 20 µm (Fig. 203), 10 µm (Fig. 205), 5 µm (Fig. 206). A: argyrome, Aik: first adoral buccal kinety, A_1-A_4: adoral kineties, Pik: paroral intrabuccal kinety, Pp: paroral polykineties, Sk: somatic kineties.



Figs. 207-213: *Parduczia filiformis*. **207**: detail of the somatic kineties and paroral polykineties. **208**: dorsal dikinetids. **209**: detail of myonems and dorsal dikinetids. **210**: detail of the argyrome. **211**: infraciliature of the tail, as seen through the cell. **212**: diagram of some of the anterior nematodesmata. **213**: nuclear apparatus, protargol impregnation. Scale bars = 20 µm (Fig. 211), 10 µm (others). C: cilia, M: mouth apperture, Ma: macronucleus, Mi: micronucleus, My: myonems, N: nematodesmata, p: postciliodesmata, Pp: paroral polykineties, SK_1: first right somatic kinety.



Figs. 214-217: *Parduczia filiformis*. **214**: several specimens in PETRI dishes, from life. **215**: coiled free swimming cell, from life. **216**: anterior part with buccal slit, from life. **217**: nuclear apparatus surrounded by pigmentocysts and inclusions, from life. Scale bars = 200 µm (Figs. 214, 215), 50 µm (Fig. 216), 10 µm (Fig. 217). Bs: buccal slit, Ma: macronucleus.



Figs. 218-221: *Parduczia filiformis*. **218**: part of buccal infraciliature, protargol impregnation. **219**: paroral infraciliature. **220**: adoral infraciliature and right somatic kineties. **221**: dorsal dikinetids. Scale bars = 10 µm. A_1-A_4: adoral kineties, Ak: first adoral kinety, p: postciliodesmata, Pid: paroral intrabuccal dikinetids, Pp: paroral polykineties, Sk: somatic kineties.

Parduczia martinicense **(NOUZARÈDE 1977) nov. comb. (Figs. 222-249; Table 7)**

(Synonyme : *Geleia martinicense* NOUZARÈDE 1977)

Nous avons trouvé, en 1997, dans les sables fins de l'étang de Thau, une très importante concentration d'une *Parduczia* différente des deux espèces précédentes, que nous venons de décrire. Ce morphotype est probablement nouveau mais, dans le but d'éviter la création d'espèces nouvelles, nous avons décidé d'identifier ce cilié à la *Geleia martinicense* découverte par NOUZARÈDE (1977) dans le sable coralligène de la Martinique. La description publiée par cet auteur est tellement sommaire qu'elle pourrait concerner plusieurs espèces de *Parduczia*. Certains caractères correspondent à ceux du morphotype de Thau : le cilié est plus grand que *P. orbis* et beaucoup plus massif que *P. filiformis*. Son bec apical est très prononcé, l'appareil nucléaire est du type standard et NOUZARÈDE signale une soixantaine de cinéties, une couleur brune très foncée et un curieux comportement (que nous n'avons pas observé) : la cellule invaginerait la partie antérieure du corps puis sécréterait un cocon muqueux.

R e d e s c r i p t i o n : *Parduczia martinicense* est une espèce de grande taille; la longueur, sur le vivant, varie entre 1200 et 2500 µm. Sur cellules fixées, la longueur totale varie de 630 à 1700 µm tandis que la largeur moyenne est de 75 µm. La forme générale, sur cellules non contractées, est intermédiaire entre celle de *P. orbis* et celle de *P. filiformis* (Fig. 222). Le bec apical est très prononcé (Fig. 230). La région caudale est fine et pointue. Sur le vivant, *P. martinicense* est de couleur presque noire par suite d'une grande densité de pigmentocystes bruns intercinétiques qui se retrouvent aussi dans l'endoplasme. De forme ovoïde ou elliptique, ils mesurent environ 0,7 µm (Figs. 224, 225). Ils explosent sous l'action de vert de methyle acétique (Fig. 226). Dans l'endoplasme, on observe aussi des plaquettes discoïdales incolores (Fig. 227) et l'appareil nucléaire de type "standard", entouré d'un amas de pigmentocystes (Fig. 228). Les ingesta sont constitués de diatomées et quelques flagellés. Après fixation, les cellules prennent un aspect assez massif (Fig. 229). L'imprégnation par le protargol est très difficile mais nous avons quand même pu étudier l'infraciliature d'une vingtaine de spécimens. Le nombre de cinéties n'a pas été facile à déterminer par suite de la grande épaisseur du corps et de la surimprégnation de l'endoplasme : nous avons compté de 54 à 70 cinéties. Les cinéties méridiennes sont parallèles, et constituées de dicinétides dont seul le cinétosome antérieur est cilifère. Dans la région antero-ventrale, les cinéties somatiques contournent la fente buccale; les cinéties gauches s'incurvant légèrement vers la droite, tandis que les cinéties droites restent à peu près parallèles jusqu'à l'apex. La cinétie médiane présente une orientation des dicinétides légèrement différente de celle des autres cinéties somatiques; elle est très apparente à cause de ses cils plus longs et plus raides. Les cinéties apicales gauches et droites ont tendance à venir se rencontrer (Figs. 235, 236). Les dicinétides somatiques de toute l'infraciliature antérieure sont à l'origine de très longs némadesmes (racines ciliaires ?) qui ont tendance à se réunir en un ou plusieurs faisceaux (Figs. 233, 237, 244).

La plupart des dicinétides somatiques sont accompagnées de fibres postciliaires (Fig. 231). Dans la région dorsale, les dicinétides se disposent de manière à présenter une double orientation : méridienne et latérale (Fig. 232). Des imprégnations plus poussées montrent aussi le réseau myonématique (Fig. 232). La bouche est fortement subapicale et se présente comme une fente longue et étroite. La distance entre l'apex (en forme de bec) et le début de la fente orale mesure de 50 à 85 µm. La fente buccale

mesure de 95 à 185 µm de long, pour une largeur moyenne de 18 µm; cette largeur est très variable, en fonction du degré de contraction de la cellule.

L'infraciliature buccale est caractéristique du genre *Parduczia*. A gauche, on observe quatre cinéties adorales (A_1-A_4; Figs. 239, 245). La plus interne est particulière : dicinétides très denses, à orientation très différente de celle des trois autres cinéties buccales gauches. Cette cinétie A_1 semble n'être que le prolongement de la cinétie ventrale médiane (Fig. 230). Une certaine distance sépare la cinétie adorale interne (A_1) des trois autres cinéties orales (que nous avons appelées prébuccales). Contrairement à ce que nous avons vu chez *P. filiformis*, les cinéties adorales A_2, A_3 et A_4 sont assez rapprochées, les unes des autres, restent parallèles, mais n'atteignent pas l'apex de la cellule (Fig. 236). Elles se distinguent des cinéties somatiques, qui les précèdent, car les dicinétides de ces dernières sont plus denses et se disposent en rangées horizontales (Fig. 239). Au-dessus de la fente buccale, les dicinétides somatiques on tendance à se désagréger et à obliquer vers la droite (Figs. 236, 242). La comparaison entre la disposition des cinéties adorales de *P. martinicense* et celle de *P. filiformis* est très instructive (Figs. 203, 220, 239, 246).

La fente buccale est très étroite (Figs. 239, 246). A sa droite, on retrouve d'abord la cinétie parorale intrabuccale dont les dicinétides présentent une orientation méridienne (comme chez les Géleiides). Mais, comme chez les deux espèces précédentes, cette cinétie ne peut être reliée à aucune cinétie somatique ventrale (ainsi qu'il advient chez *Geleia*, *Gellertia* et *Avelia*). La frange de polycinéties parorales suit, de très près, la cinétie interne. Elle est constituée d'un grand nombre de polycinéties (de 150 à plus de 200) inclinées à environ 45° et parallèles entre elles. Leur longueur varie de trois à neuf µm; elles sont constituées de sept à 16 dicinétides –reliées entre elles – dont seul le cinétosome antérieur porte un long cil (Fig. 239).

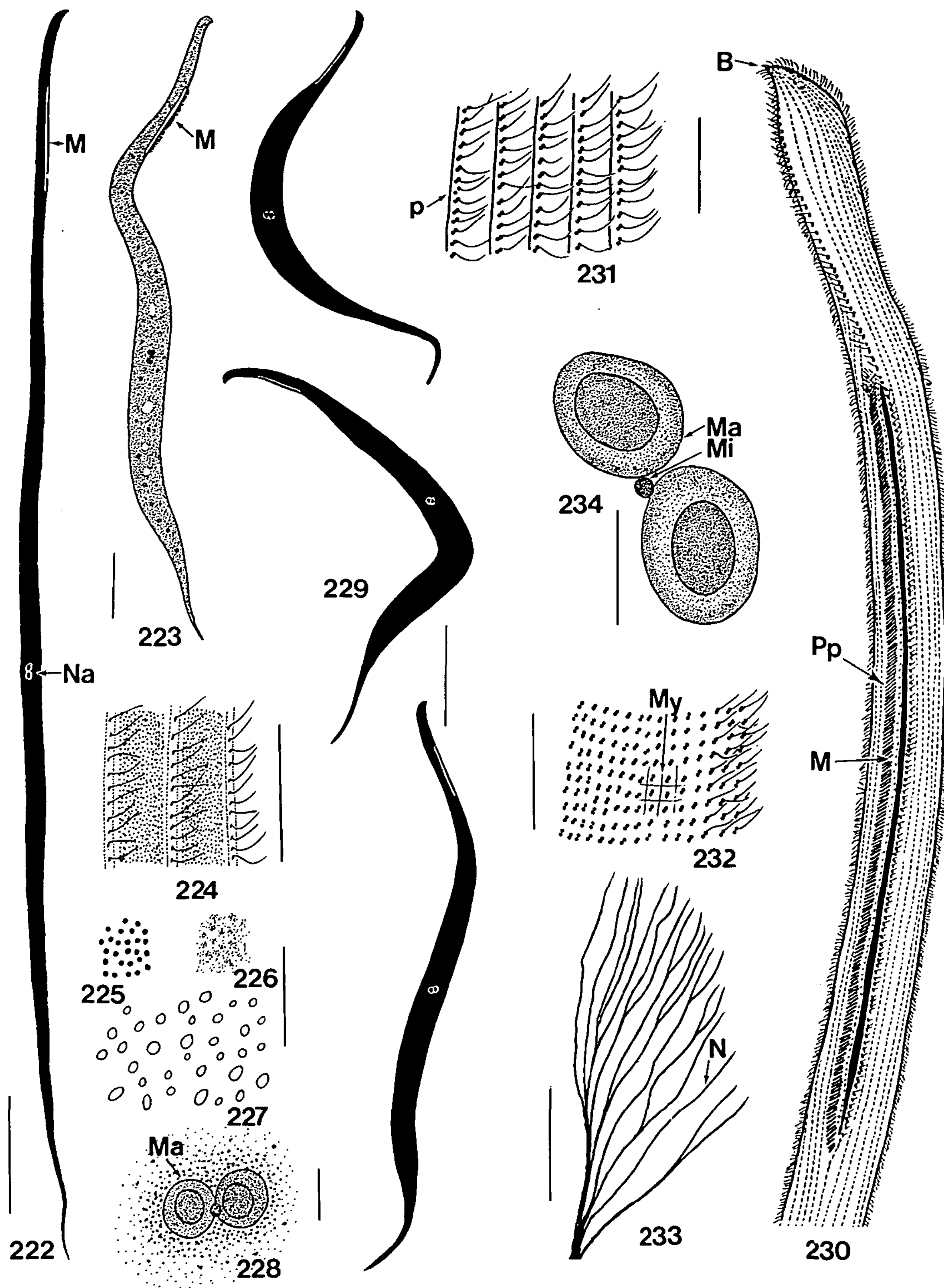
Dans la région postérieure, les cinéties sont un peu désorganisées, car certaines sont éliminées (Fig. 241) puis elles redeviennent plus régulières au niveau de la pointe caudale (où ne pénètrent qu'une quinzaine de cinéties parallèles, Fig. 242).

L'appareil nucléaire est de type "standard" : deux macronoyaux dont la longueur varie de 10 à 17 µm et d'un micronoyau, intercalaire, presque sphérique (ϕ = 2 à 3 µm).

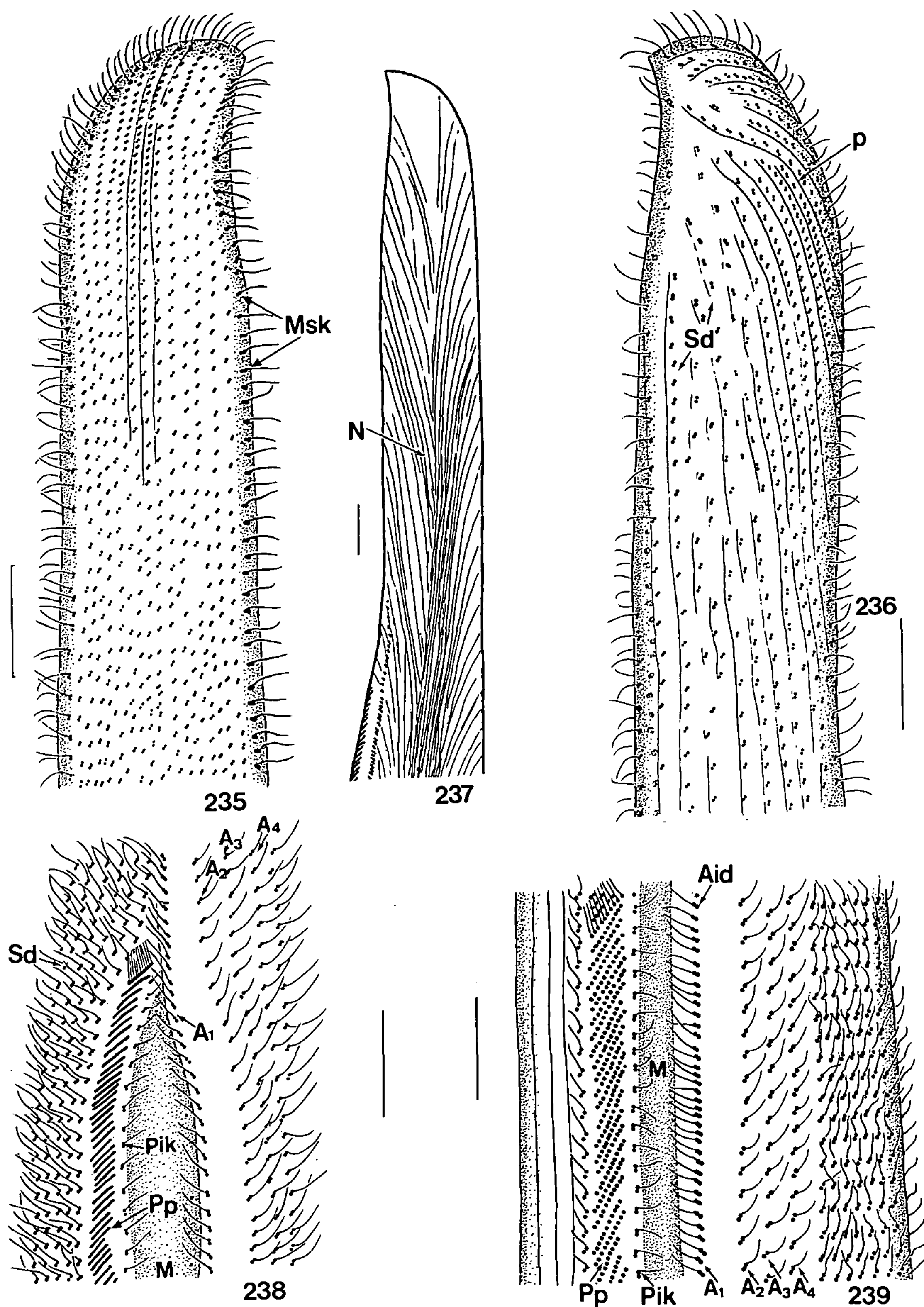
Parduczia martinicense se distingue facilement par tout un ensemble de caractères morphologiques et morphométriques, des deux espèces précédentes.

Table 7. Morphometric characteristics of *Parduczia martinicense*, measurements in µm.

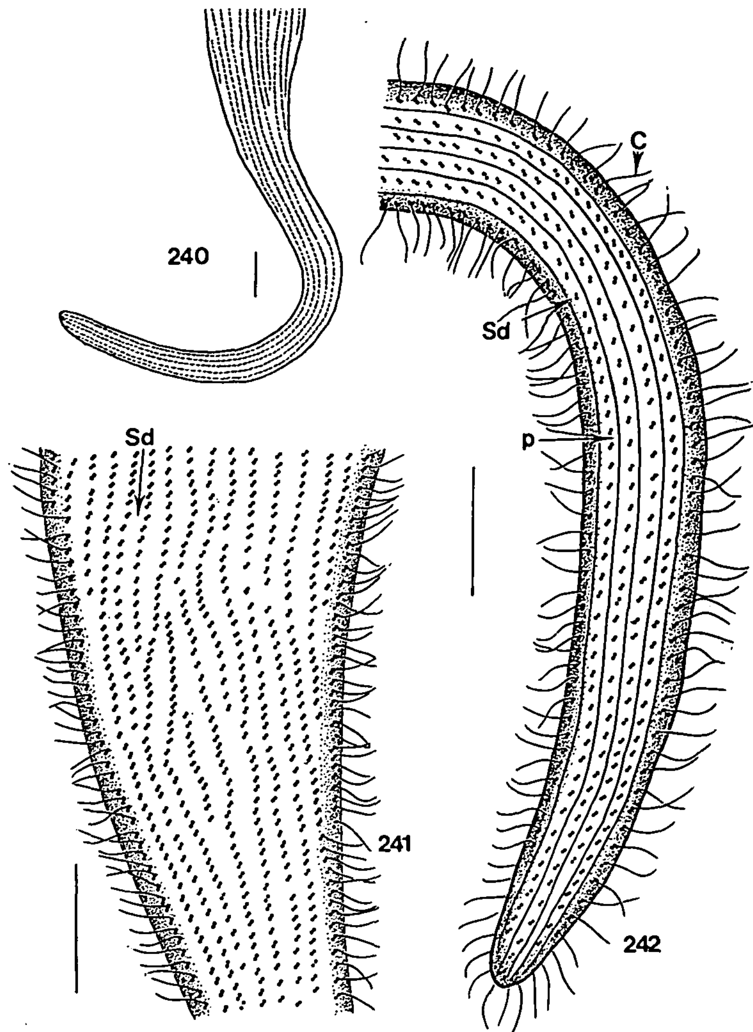
Character	$\bar{X}$	M	SD	SE	CV	Min	Max	n
Body, length (fixed cells)	1152.0	1200.0	262.35	28.30	22.8	630	1700	87
Body, width (fixed cells)	75.2	75.0	22.55	2.46	30.1	40	160	85
Somatic kineties, number	60.0	58.0	4.80	1.16	8.0	54	70	18
Apex to mouth, distance	71.4	75.0	10.87	1.92	15.2	50	85	33
Mouth, length	157.0	157.5	20.57	3.25	13.1	95	195	41
Mouth, width	18.9	20.0	5.16	1.13	27.5	11	30	22
Macronuclei, length	12.7	12.0	1.88	0.39	14.8	10	17	25
Macronuclei, width	9.5	9.0	0.85	0.18	8.9	8	11	23
Paroral polykineties, length	5.4	5.0	1.73	0.34	32.0	3	9	27
Paroral polykineties, dikinetids number	13.0	-	-	-	-	7	16	8
Somatic dikinetids, number in 10 µm	11.3	12.0	2.25	0.51	19.9	8	17	20
Spacing between somatic kineties	2.9	2.8	1.16	0.25	40.4	1	5	22



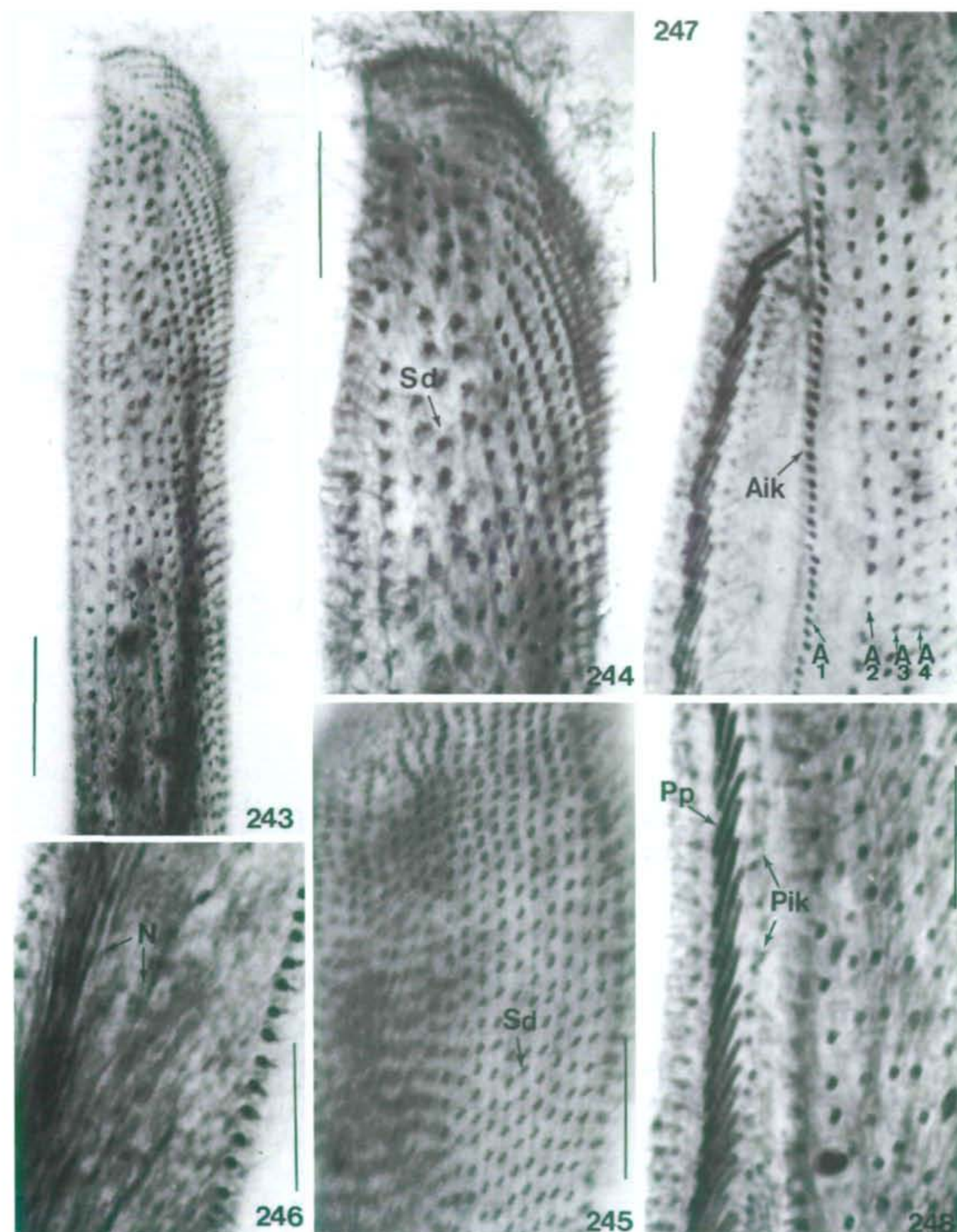
Figs. 222-234: *Parduczia martinicense* (NOUZARÈDE 1977). **222**: shape and size, full extension, from life. **223**: size and shape on contracted living cell. **224**: interkinetic pigmentocysts. **225**: detail of pigmentocysts, from life. **226**: exploded pigmentocysts, methyl-green-pyronin. **227**: endoplasmic inclusions, from life. **228**: nuclear apparatus and perinuclear pigmentocysts and inclusions, from life. **229**: size and shape of fixed specimens. **230**: diagram of antero-ventral ciliature, including mouth slit, protargol impregnation. **231**: somatic infraciliature, with postciliodesmata. **232**: dorsal dikinetids and part of orthogonal myonems. **233**: detail of some nematodesmata of prebuccal region. **234**: nuclear apparatus, protargol impregnation. Scale bars = 150 µm (Fig. 222), 100 µm (Figs. 223, 229), 20 µm (Fig. 224), 10 µm (Figs. 225-234). B: beak, M: mouth, Ma: macronucleus, Mi: micronucleus, My: myonems, N: nematodesmata, Na: nuclear apparatus, p: postciliodesmata.



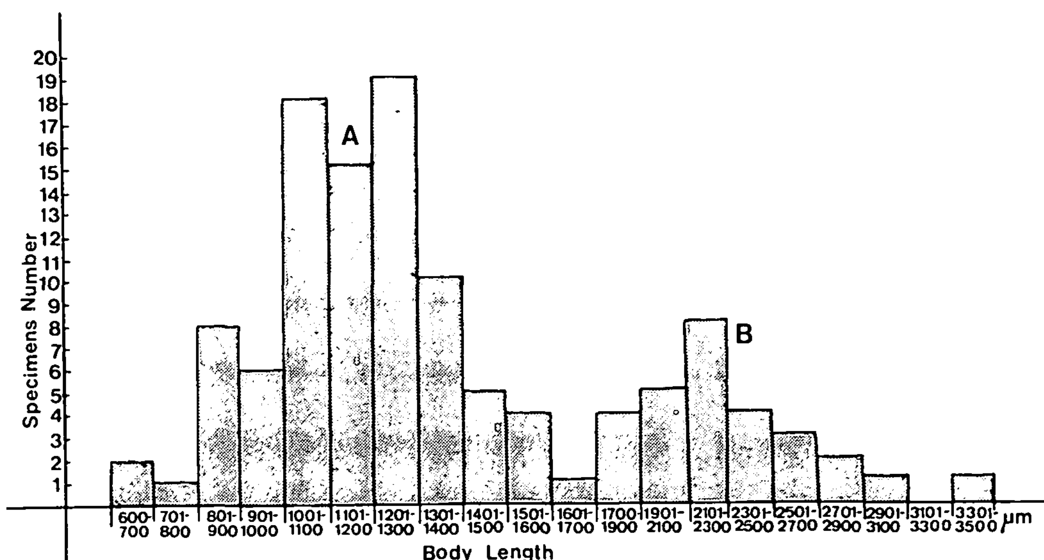
Figs. 235-239: *Parduczia martinicense*. **235**: right side prebuccal infraciliature. **236**: left side prebuccal infraciliature. **237**: nematodesmata (ciliary roots) coming from the prebuccal dikinetids. **238**: anterior part of buccal infraciliature. **239**: details of the oral infraciliature at the middle part of the buccal slit. Scale bars = 10 µm. A_1-A_4: adoral kineties, Aid: adoral intrabuccal dikinetids M: mouth aperture, Msk: median somatic kinety, N: nematodesmata, p: postciliodesmata, Pik: paroral intrabuccal kinety, Pp: paroral polykinetids, Sd: somatic dikinetids.



Figs. 240-242: *Parduczia martinicense*. **240**: diagram of caudal somatic infraciliature. **241**: pre-caudal dikinetid organization. **242**: dikinetids of the "tail": Scale bars = 10 µm. C: cilia, p: postciliodesmata, Sd: somatic dikinetids.



Figs. 243-248: *Parduczia martinicense*. **243**: left side prebuccal infraciliature, protargol impregnation. **244**: detail of the left side sub-apical dikinetids. **245**: dikinetids of the right side prebuccal infraciliature. **246**: endoplasmic nematodesmata coming from the prebuccal dikinetids. **247**: oral infraciliature of the anterior part of the mouth slit, protargol impregnation. **248**: detail of the central part of the oral infraciliature. Scale bars = 20 µm (Fig. 243), 10 µm (others). A_1-A_4: adoral kineties, Aik: adoral intrabuccal kinety, N: nematodesmata, Pik: paroral intrabuccal kinety, Pp: paroral polykinetie, Sd: somatic dikinetids.



Figs. 249: Histogram of the body length on fixed specimens of *Parduczia* species. **A**: *P. martinicense* and **B**: *P. arcachonense*.

Parduczia arcachonense (NOUZARÈDE 1965) nov. comb. (Figs. 249-265; Table 8)

(Synonyme : *Geleia arcachonense* NOUZARÈDE 1965)

Lors de notre étude sur *Parduczia martinicense* en 1996, nous avions trouvé, dans les mêmes sables fins de l'étang de Thau, une autre espèce de *Parduczia* moins abondante mais beaucoup plus grande. Les deux morphotypes étaient faciles à différencier, même au microscope stéréoscopique binoculaire. Mais l'étude fine de cette espèce a été encore plus difficile par suite de son gigantisme. Quoique très proche de *P. martinicense*, ce deuxième morphotype peut être rapproché de *Geleia arcachonense*, décrite par NOUZARÈDE (1965, 1977) de façon très sommaire. C'est le plus gigantesque de tous les Géleiides connus, pouvant atteindre une longueur de 5000 µm. C'est une *Parduczia* typique et la figure 10 de la planche VII de NOUZARÈDE (1977), correspond bien à l'aspect général de notre cilié de Thau. (Par contre, la figure 1 de la planche VIII de NOUZARÈDE, ne nous semble pas devoir concerner la même espèce.) Ainsi que nous l'avons déjà fait à plusieurs reprises dans cette étude nous décidons d'identifier notre morphotype inédit à une espèce déjà nommée, dans le cas présent, à *Parduczia arcachonense* nov. comb.

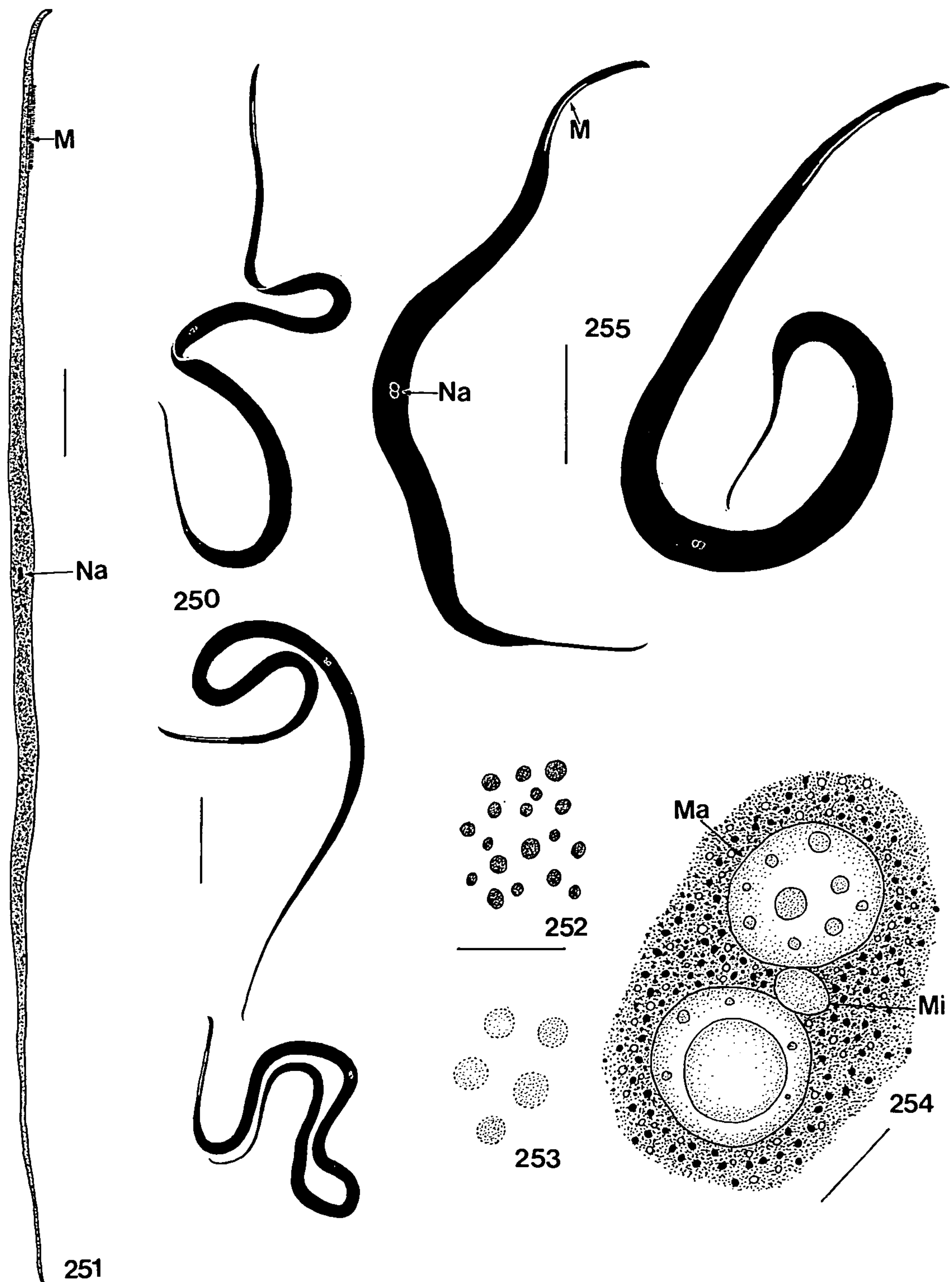
Redescription : *Parduczia arcachonense* est la plus grande des Geleiides connues à ce jour. Les individus de Thau mesurent, sur le vivant, de 2550 à 5000 µm. Sur spécimens fixés la longueur varie de 1710 à 3600 µm et la largeur de 60 à 140 µm. Sur le vivant, le cilié est plus massif que *P. martinicense*, légèrement aplati latéralement. Il est presque aussi souple que *P. filiformus* et peut s'enrouler sur lui-même (Fig. 250). De teinte très sombre, il est richement pourvu de pigmentocystes intercinétiques et endoplasmiques, de couleur brune, de forme sphéroïdale ou ovoïde, mesurant de 0,7 à 1,1 µm de long (sous l'action du vert de methyle acétique, les pigmentocystes gonflent et se décolorent, Figs. 252, 253). Dans l'endoplasme, on observe aussi des plaquettes discoïdales transparentes, ainsi que l'appareil nucléaire "standard" entouré par une agglomération de pigmentocystes et d'autres inclusions.

Après fixation, la forme générale de *P. arcachonense* rappelle tout à fait *P. martinicense* mais les cellules sont plus grandes et plus massives (Fig. 255). Nous n'avons pu obtenir qu'une douzaine d'assez bonnes imprégnations par le protargol. Par suite de la grande épaisseur du corps (près de 100 µm) et de la surimprégnation des inclusions endoplasmiques, le nombre de cinéties n'a pas pu être déterminé avec précision. Il est très supérieur à la soixantaine et devrait même atteindre la centaine dans les régions moyennes du corps. L'apex de la cellule montre un bec très apparent et une région pré-orale, tout à fait semblable à ce que nous avons montré chez *P. martinicense* (Fig. 256). La distance de l'apex, au début de la fente buccale, varie de 100 à 150 µm.

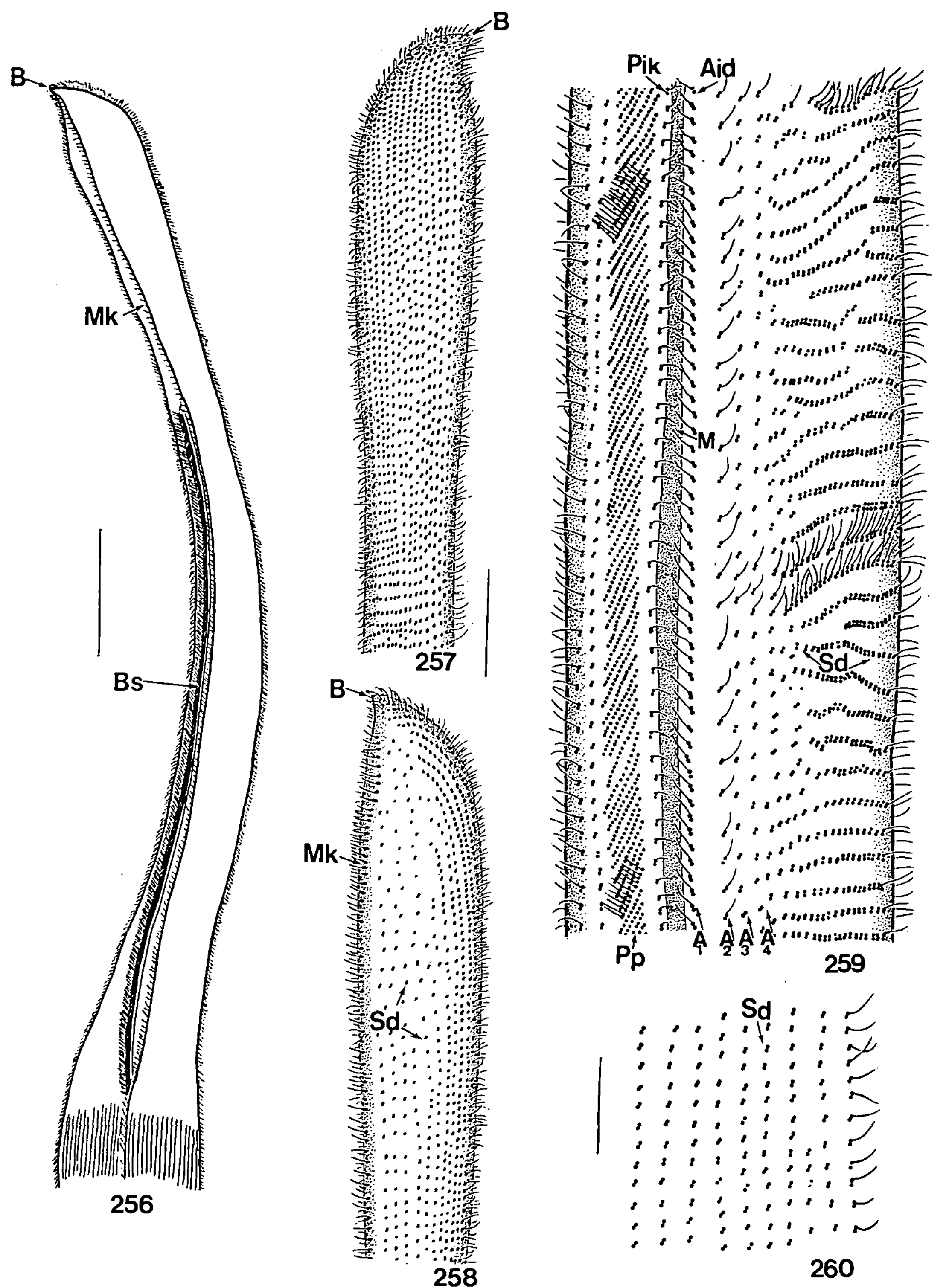
Table 8. Morphometric characteristics of *Parduczia arcachonense*, measurements in µm.

Character	$\bar{x}$	M	SD	SE	CV	Min	Max	n
Body, length (from life)	3200.0	-	-	-	-	2550	5000	6
Body, length (fixed)	2281.0	2200.0	440.83	92.03	19.3	1710	3600	24
Body, width (fixed)	94.6	100.0	20.81	4.34	22.0	60	140	24
Apex to mouth, distance	121.3	120.0	17.14	0.49	141.1	100	150	13
Mouth, length	301.0	265.0	66.22	20.95	22.0	240	425	11
Mouth, width	18.3	17.5	3.65	20.25	19.9	240	425	18
Macronucleus, length	13.7	13.5	1.65	0.49	6.9	11	17	12
Macronucleus, width	11.0	11.0	1.25	0.38	11.1	9	14	11
Micronucleus, length	3.5	-	-	-	-	2	5	6
Paroral polykineties, length	6.1	7.0	1.50	0.36	24.6	4	9	18
Paroral polykineties, dikinetids number	14.0	-	-	-	-	8	20	8
Somatic dikinetid, number in 10 µm	8.5	9.0	2.24	0.62	26.3	6	14	14

La ciliature somatique est disposée de la même façon que chez *P. martinicense* dans la région pré-orale (Figs. 257, 258) mais la disposition méridienne et parallèle se désorganise sur le côté gauche et sur la face dorsale, les dicinétides se groupant en rubans sinueux à orientation latérale (Fig. 259). Dans les régions ventrales et dorsales post-buccales, les dicinétides somatiques s'organisent (comme chez la plupart des Aveliidae) de manière à acquérir une double orientation, en croix (Fig. 260). Les dicinétides antéro-ventrales sont à l'origine de némadesmes flexueux, se réunissant en faisceaux (Fig. 268). La fente buccale est très longue, mesurant de 240 à 425 µm. Sa largeur est faible : 18 µm, en moyenne. L'infraciliature buccale est très proche de celle de *P. martinicense* à quelques différences près. A gauche on retrouve les quatre cinéties adorales : A_1, à dicinétides très serrées, dont l'orientation est différente de celle des autres cinéties adorales : A_2, A_3, A_4 (prébuccales) qui sont plus rapprochées que chez *P. martinicense*. La différence entre les quatre cinéties orales et les cinéties somatiques gauches est saisissante et semble particulière à l'espèce (Fig. 259). A droite, on retrouve la cinétie parorale intraorale (dont les dicinétides sont parfois espacées, Fig. 264). La frange de polycinéties parorales est très longue, au point que le décompte de leur nombre total est quasiment impossible (on peut tenter une évaluation : de 150 à 300 polycinéties, tenant compte de leur espacement qui varie de sept à 12 pour 10 µm de longueur). Chaque polycinétie est longue de quatre à neuf µm; elle est constituée de huit à 20 dicinétides.



Figs. 250-255: *Parduczia arcachonense*. **250**: size and shape, on living cells in PETRI dishes. **251**: size and shape under coverslip, from life. **252**: brown pigmentocysts, from life. **253**: the same after the action of methyl-green-pyronin. **254**: nuclear apparatus, as seen in the endoplasm of living cell, surrounded by pigmentocysts and other inclusions. **255**: size and shape of fixed cells, protargol impregnation. Scale bars = 250 µm (Figs. 250, 255), 200 µm (Fig. 251), 10 µm (Fig. 254), 5 µm (Fig. 253). M: mouth, Ma: macronucleus, Mi: micronucleus, Na: nuclear apparatus.



Figs. 256-260: *Parduczia arcachonense*. **256**: anterior part of the cell, prebuccal lobe and oral slit, protargol impregnation. **257**: right side of the prebuccal infraciliature. **258**: left side of the pre-oral ciliature. **259** : infraciliature of the mouth slit and of the anterior left side of the body. **260**: ventral somatic infraciliature. Scale bars = 50 µm (Fig. 256), 20 µm (Figs. 257, 258), 10 µm (Figs. 259, 260). A_1-A_4: adoral kineties, Aid: adoral intrabuccal dikinetids, B: beak, Bs: buccal slit, Mk: medio-ventral kinety, Pik: paroral intrabuccal kinety, Pp: paroral polykineties, Sd: somatic dikinetids.



Figs. 261-265: *Parduczia arcachonense*. **261**: size and shape, from life under coverslip. **262**: prebuccal dorsal somatic infraciliature. **263**: nematodesmata coming from dikinetids of median ventral kinety. **264**: oral infraciliature, protargol impregnation. **265**: detail of part of the oral infraciliature. Scale bars = 200 µm (Fig. 261), 20 µm (Figs. 262, 264), 10 µm (Figs. 263, 265). A_1-A_4: adoral kinety, Aik: adoral intrabuccal kinety, B: beak, M: mouth, N: nematodesmata, Pik: paroral intrabuccal kinety, Pp: paroral polykinety, Sk: somatic kinety, T: tail.

L'appareil nucléaire est de type "standard" : deux macronuclei accompagnés d'un micronucleus ovoïde.

Le cilié, que nous venons de décrire, ressemble énormément à *P. martinicense* : forme générale, infraciliature somatique et buccale. Mais nous pensons qu'il s'agit d'une espèce différente. L'histogramme de la Fig. 249 montre, très clairement, que sur un mélange de populations de *P. martinicense* et *P. arcachonense*, les exemplaires les plus grands de la première espèce sont plus petits que les moins longs de la deuxième espèce. Par ailleurs, *P. arcachonense* présente un lobe pré-buccal beaucoup plus long, une fente buccale presque deux fois plus longue, davantage de cinéties, presque deux fois plus de polycinéties parorales, une disposition des dicinétides senestro dorsaux très tourmentée etc. Le petit tableau ci-dessous permet de comparer les différences morphométriques entre les deux morphotypes :

Species	Body length	Body width	Kineties number	Apex to mouth	Mouth length	Approximative paroral polykineties number
P. martinicense	1152	75	60	71	157	~170
P. arcachonense	2281	95	>80	121	301	~250

Conclusions

Aspects actuels de l'alpha-taxonomie des Geleiides

Durant des décennies on a décrit et nommé des Geleiides en se basant uniquement sur des observations sur le vivant. De nombreuses espèces ont été creées, de façon tout à fait superficielle car on ne savait pas en imprégner par l'argent (pourtant l'ultrastructure commençait déjà à être connue, grâce aux coupes fines observées au microscope électronique). Ce n'est qu'aujourd'hui qu'on peut essayer d'évaluer l'apport de la connaissance de l'infraciliature et de la morphométrie à l'alpha-taxonomie des Geleiides.

Ainsi que nous l'avons déjà constaté dans le cas des Trachelocercides (DRAGESCO 1999), l'étude de l'infraciliature nous a été indispensable pour définir les familles et les genres des Protoheterotrichida. Cette connaissance est désormais indispensable pour toute diagnose d'un Geleiide (et c'est certainement très embarrassant car nous ne disposons pas encore d'une technique réellement reproductible pour imprégner ces ciliés par le protargol).

Nous avons pourtant tenté de débrouiller l'écheveau compliqué de la taxonomie de ces ciliés géants, avons pu créer quelques taxa nouveaux et revoir ou améliorer les diagnoses anciennes. Au niveau de l'espèce, nous avons rencontré la même difficulté que dans l'étude des Trachelocercides : les détails de l'infraciliature somatique et buccale varient peu d'une espèce à une autre, mais la connaissance des données biométriques statistiques nous a facilité le travail.

Les Geleiides sont des ciliés de grande taille. On peut facilement distinguer les groupes d'espèces de longueur moyenne (300 à 1200 µm) qui appartiennent aux genres *Geleia* et *Gellertia* des groupes de très grande taille, souvent gigantesque, qui

caractérise la nouvelle famille des Aveliidae. Cette famille comprend des espèces qui mesurent de 1000 à 5000 µm de long (se classant parmi les plus grands ciliés connus à ce jour).

La longueur de la fente buccale est une donnée morphométrique intéressante car elle varie peu dans le cadre intraspécifique. D'une façon générale, cette longueur reste proportionnelle à la longueur de la cellule chez les Geleiidae. Par contre, les *Avelia* se particularisent par la présence d'une fente buccale relativement courte (disposée sur un plateau, légèrement surélevé). La fente buccale du *Parduczia* est encore plus longue que chez les *Geleia* (en rapport avec la longueur de la cellule) et peut dépasser les 250 µm.

Contrairement à ce que nous avions observé chez les Trachelocercia (DRAGESCO 1999), le nombre de cinéties ne semble pas jouer un rôle très important. La variabilité n'est pas grande mais on retrouve les mêmes ordres de grandeur chez les espèces de taille moyenne comme chez certains morphotypes gigantesques : de 50 à 70 cinéties. C'est donc un caractère de faible valeur taxonomique.

Un des aspects les plus surprenants des Protoheterotrichida concerne leur appareil nucléaire. La grande majorité des espèces possèdent ce que nous avons appelé l'appareil nucléaire "standard" : deux macronuclei et un micronucleus intercalaire formant un ensemble (à la manière des "capsules nucléaires" de certaines Trachelocercides). Les macronoyaux ont presque toujours la même dimension (sphéroïdes de 11 à 15 µm de diamètre maximal), quel que soit le volume de la cellule. Dans l'état actuel de nos connaissances, seulement trois espèces sont multinucléees, elles sont donc faciles à reconnaître.

Pour établir la diagnose finale des espèces de Geleiides, nous devons continuer à prendre en compte les données classiques : forme générale de la cellule et présence et forme des pointes apicales (pourvues ou nom de "bec") et des terminaisons caudales, degré de contractilité (et donc aussi l'apparence que peuvent prendre les cellules des espèces filiformes, qui peuvent s'enrouler en hélice ou en cercle).

Ainsi que nous l'avons déjà constaté, en étudiant les Trachelocercia, il nous a été difficile d'identifier les Geleiides que nous avons pu observer et décrire ces dernières années. Nous pensons, très sincèrement, qu'il existe de nombreux morphotypes de Protohétrotrichides et sommes persuadés qu'une grande partie des espèces que nous présentons dans ce travail sont, probablement, nouvelles. Mais, dans l'état actuel de nos connaissances, nous n'avons pas voulu créer de nouvelles espèces ou variétés, lorsqu'il en existe déjà tant de nommées. Nous avons donc préféré tenter d'identifier nos morphotypes à l'une ou l'autre des espèces déjà connues (mais insuffisamment décrites).

Cytologie des Géleiides

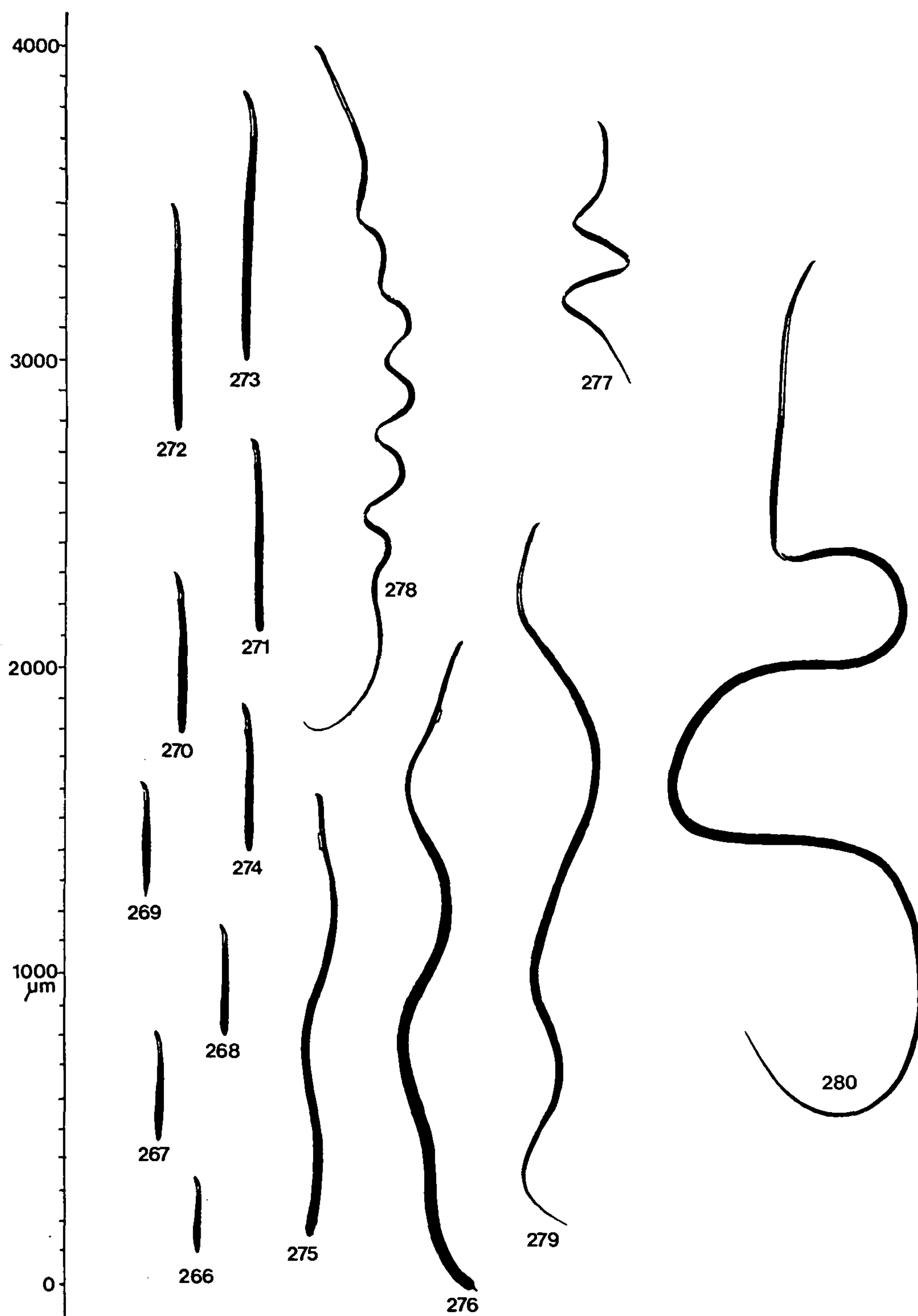
Bien que l'infraciliature des Geleiides fut restée pratiquement inconnue durant près de cinquante années, l'étude cytologique de ces ciliés avait été entreprise et avait donné des résultats intéressants. Nous n'avons pas l'intention d'analyser toutes les recherches cytologiques et ultrastructurales qui ont été poursuivies durant les années 1960 à 1990. Mais il est intéressant de résumer, dans ces lignes, quelques points précis concernant la structure fine des Geleiides. Depuis que l'on connaît l'infraciliature de la

plupart des sous classes de Karyorelictea (travaux de FOISSNER, FOISSNER & DRAGESCO, DRAGESCO déjà cités), nous savons que leur ciliature somatique et buccale est constituée de dicinétides, même si les deux cinétosomes d'une paire ne sont pas toujours porteurs de cils.

Tout dernièrement, FOISSNER (1998), se basant – probablement – sur des anciennes Figures de DRAGESCO & DRAGESCO-KERNÉIS (1986) écrit que, contrairement aux autres Karyorelictides, les Geleiides semblent pourvus de champs ciliaires oraux constitués de monocinétides. En réalité PUYTORAC et al. (1973) puis NOUZARÈDE (1977) avaient signalé l'existence de dicinétides dans les champs oraux droit et gauche de plusieurs espèces de Geleiides (quoique NOUZARÈDE, ainsi que nous-mêmes, ayions figuré sur des dessins – basés sur des imprégnations imparfaites – des cinétosomes simples, voir Figs. 158 et 175). En fait, seule la cinétie parorale intrabuccale n'avait pu être observée au microscope électronique et restait mal connue. NOUZARÈDE a publié d'excellentes images de dicinétides et a même montré que l'inclinaison de l'axe de la paire de cinétosomes est différente suivant qu'il s'agit de cinéties somatiques ou buccales. Il a aussi décrit l'ensemble fibrillaire dépendant des dicinétides : fibres postciliaires (très apparentes), fibres transverses, fibres intercinétosomiennes, fibres retrodesmales et cinétodesmales. Dans le travail présent, nous avons pu reconnaître les dicinétides dans toutes les structures ciliaires, même si elles sont souvent extrêmement difficiles à voir. On peut donc désormais affirmer que les Protoheterotrichida ne se singularisent pas parmi les autres sous-classes de Karyorelictea.

La plupart des Karyorelictea sont contractiles. Cette contractilité est la plus développée chez les Geleiides par suite de la présence d'une très importante armature myofibrillaire. DRAGESCO (1960), sur coupes à la paraffine suivies de colorations cytologiques, a pu figurer un réseau fibrillaire, superficiel, constitué d'assez puissants myonèmes longitudinaux (méridiennes) et de myonèmes transversaux, plus fins (l'ensemble constituant des mailles rectangulaires). NOUZARÈDE (1966, 1977), PUYTORAC et al. (1973) ont confirmé au microscope électronique, l'existence de myonèmes longitudinaux, logés dans les crêtes intercinétiques et de myonèmes transversaux plus profonds. NOUZARÈDE (1977) pense aussi avoir démontré d'existence de myonèmes particuliers, chez *Avelia martinicense* : entourant la courte fente buccale à la manière d'un sphincter (nous n'avons pas pu imprégner ces structures sur *Avelia multinucleata*).

Nous avons déjà évoqué l'appareil nucléaire des Geleiides. FAURÉ-FREMIET (1950) a été le premier à signaler le faible volume nucléaire chez des cellules atteignant 1700 µm de long. FJELD (1955) ayant étudié, à l'aide de la réaction nucléale de FEULGEN, plus de 100 spécimens de *Parduczia orbis*, s'étonne de trouver des macronoyaux pratiquement incolores : à peine quelques minuscules chromocentres pourvus d'ADN. DRAGESCO (1960) reprend l'étude des noyaux des *Geleia* à l'aide de la réaction nucléale ("in toto" ou après coupes à la paraffine). Il conclut que les *Geleia* sont presque entièrement dépourvues d'ADN macronucléaire (tandis que les micronuclei sont normaux). NOUZARÈDE (1977) calcule le rapport volumique nucléo-plasmique de diverses Geleiides et obtient des chiffres très surprenants : 1:8000 chez *P. orbis* et 1:25.000 chez *P. martinicense* (on peut même avancer le chiffre de 1:50.000 pour la gigantesque *P. arcachonense*). En outre ces minuscules macronoyaux sont presque entièrement dépourvus d'ADN. NOUZARÈDE pense avoir retrouvé de l'ADN cytoplasmique, notamment dans la région périnucléaire.



Figs. 266-280: Shape and size of the Geleids which have been studied in this work, all from life. **266**: *Geleia simplex*. **267**: *Geleia nigriceps*. **268**: *Geleia obliqua*. **269**: *Geleia fossata*. **270**: *Geleia decolor*. **271**: *Geleia swedmarki*. **272**: *Geleia major*, var. 1. **273**: *Geleia major*, var. 2. **274**: *Gellertia heterotricha*. **275**: *Avelia gigas*. **276**: *Avelia multinucleata* (and *A. martinicense*). **277**: *Parduczia orbis*. **278**: *Parduczia filiformis*. **279**: *Parduczia martinicense*. **280**: *Parduczia arcachonense*.

RAIKOV (1962, 1963, 1984, 1994) a étudié, à plusieurs reprises, l'appareil nucléaire "standard" des Geleiides par les méthodes cytologiques et au microscope électronique. Le macronucleus des Geleiides est, le plus souvent, pourvu d'un grand corps central, sphéroïdal, constitué de protéines et de plus de 100 nucléoles ARN. La quantité d'ADN nucléaire semble être extrêmement faible mais la réaction nucléale de FEULGEN est trompeuse dans le cas des Geleiides, car une grande partie de la chromatine est décondensée sous forme de fibrilles de 20 nm d'épaisseur. RAIKOV admet que la quantité totale d'ADN reste trop faible pour que ces cellules aient pu atteindre un tel gigantisme (l'ADN doit pouvoir sortir du macronucleus ainsi que l'a supposé aussi NOUZARÈDE).

Alimentation, culture, morphogénèse et régénération des Geleiides

Les Geleiides montrent une particularité très curieuse au niveau de la contractilité du "cou" et de la région buccale. Pour ingérer leurs proies, ces ciliés dilatent considérablement leur cou, leur fente buccale s'ouvre jusqu'à devenir circulaire et réellement énorme. Cette ouverture buccale est très rapide et peut être obtenue de façon réflexe, parfois par un simple choc sur la platine du microscope (le phénomène a été filmé par NOUZARÈDE & PAINLEVÉ 1969; les images de ce film 16 mm sont très spectaculaires).

Suivant FJELD (1955), DRAGESCO (1960), FENCHEL (1968), BORROR (1972) et NOUZARÈDE (1977), les Geleiides seraient surtout végétivores ingérant flagellés incolores, petits flagellés verts, eugléniens, péridiniens, beaucoup de diatomées (*Pheodactylum*, *Gyrosigma*, *Coscinodiscus* etc.). Ils peuvent même être, parfois, prédateurs de ciliés : petits *Euplotes*, *Remanella margaritifera*, *Strombidium* etc. NOUZARÈDE (1977) a même observé *Avelia martinicense* s'attaquant à des Geleiides de très grande taille.

C'est à NOUZARÈDE (1977) que revient le mérite d'avoir réussi les premières cultures de Geleiides. A Arcachon, diverses espèces du genre *Geleia* ont été cultivées dans des aquariums de taille moyenne, sur couche sablo-vaseuse, avec de l'eau de mer renouvelée (par siphonage), à des intervalles variables. Les aquariums étaient couverts par des plaques de verre, à l'abri du soleil et les *Geleia* nourries avec des cultures de diatomées *Pheodactylum* et *Gyrosigma* (élevées sur du milieu MIQUEL-ALLEN), à des températures optimales de 23-24°. NOUZARÈDE a pu ainsi cultiver des *Geleia* durant deux années et demie et, malgré des prélèvements quotidiens de plusieurs centaines de spécimens, leur nombre restait stable. La culture des Aveliidae s'est montrée plus difficile, en grande partie à cause des difficultés de transport (Martinique-Arcachon). Les *Avelia* ont été cultivés, à 25-27° avec des flagellés incolores des algues vertes unicellulaires, des *Euplotes* et des grains de riz. La réussite de ces cultures n'a pas été satisfaisante. Pourtant FJELD (1955) a pu garder des *Parduczia orbis*, dans des bocaux de deux litres, remplis de sable et d'eau de mer, avec cinq cm d'air au-dessus. Les bocaux sont restés hermétiquement fermés durant plus de quatre mois. Nous pensons que la culture des Geleiides ne doit pas être difficile car, dans nos bocaux de récolte, les *Avelia multinucleata*, *Parduczia filiformis* et *Geleia major* se sont multipliés durant deux mois alors que nous changions, simplement, l'eau de mer surnageante, une à deux fois par semaine et sans aucun apport de nourriture.

Ces dernières années deux autres tentatives ont été faites pour entreprendre la culture des Karyorelictides. NERAD et al. (1992) ont publié une technique de conservation des Trachelocercides qui nous semble de peu d'intérêt. AL-RASHEID & FOISSNER (1999, communication personnelle) ont réussi à cultiver deux espèces de Trachelocercides, avec assez de succès pour avoir pu étudier les processus alimentaires et la stomatogénèse de ces ciliés. Quoique délicate d'emploi et pas forcément toujours reproductible cette dernière technique devrait être revue et améliorée pour être essayée sur d'autres Karyorelictides, y compris les Geleiides.

NOUZARÈDE (1977) a essayé d'étudier la morphogenèse des Geleiides en culture mais n'est jamais arrivé à voir une seule cellule en division, après avoir manipulé des milliers de spécimens. Il a donc tenté de déclencher des divisions en série, en abaissant la température des aquariums à 13–15°, pour la relever ensuite à 25°, et en y ajoutant une abondante nourriture; quelques jours après, quelques centaines de *Geleia* ont pu être prélevées et certaines montraient des stades de morphogenèse. Mais faute de bonnes imprégnations, par le protargol, la stomatogénèse n'a pas pu être décrite. NOUZARÈDE pense avoir observé une cytodiérèse particulière : l'opisthe se séparerait du proter avant d'avoir différencié sa ciliature buccale. Le processus de division serait proche d'un phénomène de régénération de l'apex de la cellule, après ablation de la moitié inférieure. FJELD (1955) avait obtenu des conjuguants de *Geleia nigriceps*. En une douzaine d'années de recherches, NOUZARÈDE n'obtint que quelques dizaines de conjuguants dont il a pu observer quelques stades de réorganisation nucléaire.

Le chapitre le plus important du travail de NOUZARÈDE (1977) concerne les phénomènes de régénération chez les Geleiides. Ces ciliés sont beaucoup moins fragiles qu'on ne le pensait et s'accommodent assez bien de la mérotomie de leur cellule. La régénération est lente mais efficace. Malgré l'obtention de nombreuses stomatogénèses de régénération, aucune image de l'infraciliature buccale n'a pu être publiée. La lecteur pourra consulter, avec fruit, l'imposante étude de NOUZARÈDE concernant l'analyse expérimentale de la régénération des Geleiides (avec essai d'interprétation des phénomènes biomoléculaires observés).

Finalement, le problème de la stomatogénèse des Geleiides reste entier. Nous savons comment obtenir des quantités considérables de ces ciliés, qui se multiplient facilement au laboratoire. Il ne reste maintenant plus qu'à mettre au point une technique **reproductible** pour imprégner au protargol ces ciliés (la nouvelle technique décrite par FOISSNER & AL-RASHEID 1999, pourrait être essayée, malgré sa fiabilité incertaine).

Position systématique des Géleiides dans la classe des Karyorelictea et dans le phylum des Ciliophora. Micro-métazoaires et ciliés interstitiels

Dès 1933, à la suite des premiers travaux de REMANE, les Zoologistes découvrirent un monde nouveau : la microfaune interstitielle des sables marins (ce fut une des grandes acquisitions de la Zoologie du XXe siècle, avec la Biospélélogie, le biome sulphide et la faune des sources chaudes des médiodorsales atlantiques). Progressivement, les chercheurs firent connaître une quantité de genres et d'espèces de métazoaires microscopiques, très particuliers, la plupart endémiques aux milieux sableux marins du monde entier. La microfaune psammophile interstitielle comprenait également des protozoaires, la plus souvent peu différenciés et communs mais aussi des ciliés très

particuliers. Grâce à SPIEGEL (1926), SAUERBREY (1928), KAHL (1933) et BOCK (1952), la connaissance des infusoires mésopsammiques prit de l'avance, sur celle des micro-métazoaires. C'est à FAURÉ-FREMIET (1950, 1951) que nous devons les premières données écologiques ainsi que la définition de la faunule microporale et la découverte de nouveaux taxa. Parmi les ciliés caractéristiques des sables fins et homogènes, certains montraient des particularités structurales inédites. FAURÉ-FREMIET (1954) a reconnu, chez les *Kentrophoros*, l'existence d'un appareil nucléaire particulier dont les macronoyaux, ne pouvant se diviser, se multipliaient par réorganisation de type endomixique. Ce phénomène avait déjà été observé chez les *Loxodes;* depuis, BÜTSCHLI (1876), une demi-douzaine de chercheurs avaient fini par admettre l'existence de macronuclei d'un type aberrant. RAIKOV (1955, 1957) retrouva ces noyaux particuliers chez les Trachelocercides. GRELL (1962) fut le premier à appeler les ciliés interstitiels, porteurs de ces macronoyaux particuliers : **Karyologische Relikte**. Bientôt, grâce à DRAGESCO (1960) et surtout à RAIKOV (1960, 1963, 1969), il fut établi que tous les ciliés interstitiels appartenant aux genres : *Trachelocerca, Tracheloraphis, Trachelonema, Loxodes, Remanella, Cryptopharynx, Kentrophoros* et *Geleia* présentaient les mêmes caractéristiques nucléaires : macronuclei paradiploïdes, ne pouvant se multiplier que par réorganisation endomixique (un peu comme chez les foraminifères). Cet état particulier était considéré, par la plupart des auteurs, comme "primitif" (peu évolué, ancien). Ces ciliés présentant aussi la particularité de ne pas pouvoir être imprégnés par l'argent, leur infraciliature restait donc inconnue. De ce fait, leur morphologie paraissait simple. CORLISS (1974) proposa donc la création d'un sous-ordre nouveau, celui des Karyorelictina, sorte de chaînon évolutif reliant des Protistes homocaryotes (comme les *Stephanopogon*) aux ciliés hétérokaryotes (pourvus de micronuclei diploïdes et de macronuclei polyploïdes ou polygénomiques). On rejetait l'idée que les Karyorelictina puissent être des formes évolutives régressives par suite de leur biologie de prédateurs libres. Certains les considéraient donc comme des formes reliques ayant pu survivre dans un biome très ancien (on ne les connaît, effectivement, que dans les sables marins; le genre *Loxodes* seul, a réussi à coloniser les sédiments d'eau douce). Entre-temps RAIKOV avait entrepris l'étude de l'ultrastructure des Karyorelictina publiant de nombreux travaux (impossibles à citer ici). Il a ainsi pu découvrir des structures complexes et même des extrusomes de types inédits (n'existant que chez ces ciliés) argument supplémentaire à la thèse de l'ancienneté de ces Protistes.

Toutefois, dès 1970 FAURÉ-FREMIET estimait que la connaissance déjà acquise, sur l'ultrastructure des Karyorelictina ainsi que sur l'infraciliature buccale des *Loxodes* (NJINE 1970), s'accordait mal avec des caractères nucléaires considérés "primitifs", qui pourraient n'être que des acquisitions secondaires, de nature simplificatrice.

Durant les années 1970 à 1999 la connaissance de l'ultrastructure des Karyorelictina fit de grands progrès (HARTWIG 1980, avait pu comptabiliser 375 publications, concernant les ciliés des sables marins). Ces recherches ont montré que toute la ciliature somatique de ces infusoires est constituée de dicinétides, accompagnées de toute la série de fibres annexes, dont des rubans postciliaires (postciliodesmata), anormalement développés, rappelant ces mêmes structures chez les Hétérotriches (RAIKOV et al. 1975). NOUZARÈDE (1977) retrouve cette même complexité ultrastructurale chez les Geleiides, confirme sa ressemblance avec celle, homologue, des Hétérotriches et crée l'ordre nouveau des Protoheterotrichida (laissant supposer

une parenté réelle entre ces deux taxa). En fait, on n'avait pas d'arguments décisifs pour envisager une évolution possible des Geleiides vers les Hétérotriches (nous avons exposé ce problème, plus en détail, dans notre introduction à la taxonomie des Geleiides).

ORIAS (1991) met l'accent sur la similitude de la différenciation nucléaire chez les Karyorelictina et les Foraminiferida, et penche donc vers la thèse d'ancienneté de ces ciliés. Toutefois, des recherches récentes, en biologie moléculaire (BAROIN-TOURANCHEAU et al. 1992, HIRT et al. 1995, HAMMERSCHMIDT et al. 1996) convergent pour confirmer le rapprochement entre certains Karyorelictides et les Hétérotriches aérobies (type *Blepharisma*, *Gruberia* etc.). Ces recherches, aussi brillantes qu'elles fussent, ont porté sur très peu de caractères et sur un très petit nombre d'espèces. Leurs résultats peuvent être considérés comme seulement hautement probables. On en revient donc à l'idée que le caractère "primitif" de l'appareil nucléaire des Geleiides ne serait peut-être qu'un caractère dérivé, une sorte d'évolution partiellement régressive, relativement récente. FOISSNER (1998) semble se ranger à ce point de vue. Ayant largement contribué à la connaissance de l'infraciliature des Karyorelictea, il admet que des ciliés aussi complexes peuvent difficilement être considérés comme "reliques". De plus, on commence à connaître aussi la stomatogénèse de quelques espèces : *Loxodes striatus* (BARDELE & KLINDWORTH 1996) et deux espèces de Trachelocercides (FOISSNER & AL-RASHEID 1999, communication personnelle) et le déroulement de la néoformation de leur infraciliature buccale n'est guère simple.

La coexistence, chez les Karyorelictides, de caractères considérés comme "primitifs" avec des caractères "évolués" (dicinétides somatiques et buccales, ultrastructure complexe, infraciliature buccale "sui generis" mais pouvant ressembler, par effet de convergence, avec celle de certains ciliés dits "modernes") pose certainement un problème. Nous pensons que, sans rester enfermés dans le domaine étroit de la Ciliologie, il nous faut voir ce qui se passe au niveau plus général de l'ensemble de la microfaune des métazoaires interstitiels.

DELAMARE-DEBOUTEVILLE (1960) avait déjà considéré que les sables marins littoraux, par suite de leur grande continuité historique et de leur immense étendue, le long de toutes les plages du globe, devaient constituer un biotope conservateur, idée développée aussi par bien d'autres (NOODT 1974). Pour STERRER (1973) les espèces de métazoaires mésopsammiques sont cosmopolites; la tectonique des plaques expliquerait la distribution de la plupart des taxa interstitiels et rendrait compte de la spéciation de la microfaune (rapide à l'origine, lente par la suite). WESTHEIDE (1987, 1990) rappelle que les petits métazoaires des sables marins, montrent un mélange de caractères complexes ou nouveaux et une organisation juvénile (ou même larvaire). Ce mélange n'est pas forcément le résultat d'une évolution régressive. Le sable est un milieu relativement clos et stable, dans lequel les organismes se sont adaptés progressivement tout en s'opposant aux invasions de l'extérieur. Certains caractères des micro-métazoaires interstitiels peuvent être considérés comme néoténiques (phénomène de Pangenèse). Bref, la plupart des chercheurs ayant travaillé sur la microfaune des sables marins, pensent qu'il s'agit d'organismes très anciens.

Si l'on néglige les petits organismes qu'on ne trouve qu'occasionnellement dans le milieu interstitiel microporal (mais qui jouent un rôle important, en tant qu'aliments de base de la microfaune), la majorité des métazoaires et des ciliés mésopsammiques

ont des dimensions qui varient de 500 à 5000 µm. Pour des raisons que nous ignorons encore, cette taille semble être la plus favorable à la vie interstitielle. Pour atteindre cette taille, les métazoaires ont du devenir nains (parfois 10 à 20 fois plus petits que les taxa voisins des eaux libres) tandis que les ciliés sont devenus gigantesques (non seulement les Karyorelictides mais aussi les espèces à noyaux hétérocaryotes normaux tels que : *Helicoprorodon, Holophrya coronata, Pseudoprorodon arenicola* etc). La faunule interstistielle est un mélange de micro-métazoaires et de ciliés qui montrent donc des caractères communs : forme allongée, aplatissement du corps, dispositifs d'accrochage aux grains de sable, morphologie "sui generis", mélange de caractères dits "primitifs" et d'autres considérés comme "évolués".

Pour nous (même si nous devons passer pour tout à fait rétrograde), le biome des sables marins est très ancien, extrêmement vaste, stable sur des périodes considérables, se déplaçant très lentement, sous l'action de la tectonique des plaques. Il est peuplé par une microfaune très particulière, pluri- ou unicellulaires, présentant un certain nombre de caractères liés à la vie interstitielle. Cette microfaune d'origine assez ancienne, constitue une biomasse colossale dont l'évolution et la spéciation seraient plutôt lentes.

Les ciliés Karyorelictides se distinguent de tous les autres par des caractères inédits : appareil nucléaire aberrant, extrusomes de nombreux types (le plus souvent particuliers), infraciliature complexe mais non conforme à certaines normes, gigantisme fréquent, fragilité cytoplasmique (ou membranaire) rendant les imprégnations par l'argent très aléatoires etc. Il faut donc considérer ces ciliés comme un tout bien particulier, et les admettre dans la classe des Karyorelictea (PUYTORAC 1994). Ils ne sont probablement pas les ancêtres des ciliés "modernes" (polygénomiques) mais ils ne peuvent être très récents car leur morphologie complexe et particulière a du demander beaucoup de temps pour se stabiliser (les membres de la classe montrent une assez grande unité de structure infraciliaire) d'autant plus que le milieu mésopsammique est considéré comme conservateur.

Les Geleiides ont une place à part parmi les autres Karyorelictides. Nous savons maintenant (grâce à ce travail) que leur infraciliature est basée sur la dicinétide, comme chez les autres sous-classes connues à ce jour. Mais les Protoheterotrichida se distinguent de tous les genres dont nous avons pu déchiffrer l'architecture infraciliaire (à savoir : *Trachelocerca, Tracheloraphis, Trachelolophos, Prototrachelocerca, Kentrophoros, Kovalevaia, Sultanophrys, Loxodes, Remanella, Cryptopharynx, Apocryptopharynx*) par un détail de structure important; ils sont dépourvus des cinéties à soies (bristle kineties) et ne présentent pas de zone glabre. Par ailleurs, ils possèdent la plupart des caractéristiques des autres genres de Karyorelictides : grande taille (souvent gigantesque), forme allongée (souvent nématomorphe ou filiforme), fort thigmotactisme, très forte contractilité, fragilité (difficulté de fixation cytologique), sensibilité à l'excès de 0_2 et résistance au H_2S etc. D'une façon générale, les Geleiides ressemblent, morphologiquement, à des Loxodides très allongés et moins aplatis. Ils possèdent dans la région orale le même type de bouche en fente ainsi qu'une cinétie parorale intrabuccale, toujours présente. L'infraciliature buccale des Protoheterotrichida est, à la fois, plus simple et plus complexe que celle des Loxodides. Les Geleiides sont les seuls Karyorelictides à posséder des polycinéties buccales (**adorales ou parorales**) relativement développées. Leurs ressemblances, morphologique et fonctionnelle, avec les para-membranelles des Hétérotriches nous semblent très peu convaincante (nous nous sommes déjà expliqués à ce sujet, pages 7

et 8). La dénomination de Protoheterotrichida laisse penser que les Geleiides seraient les ancêtres des Hétérotriches mais on peut aussi bien admettre que Geleiides et Hétérotriches descendaient d'un ancêtre commun. N'ayant pas de fossiles à notre disposition, toutes considérations phylogénétiques concernant les ciliés restent sujettes à caution.

Remerciements

L'auteur remercie le Prof. A. Raibaut, directeur de la Station Méditerranéenne de l'Environnement littoral de Sète qui l'a toujours encouragé et lui a donné la possibilité de bénéficier de pêches "miraculeuses" d'Aveliidae, dans l'étang de Thau, grâce au maître-plongeur M. Cantou. Il exprime aussi toute sa reconnaisance à Madame E. Dubocq qui a été la collaboratrice idéale pour la mise au net du manuscrit, et son épouse Armelle dont l'aide a été précieuse à tout instant.

Références

AL-RASHEID K.S. (1997): Records of free living ciliates in Saudi Arabia. III. Marine interstitial ciliates of the Arabian gulf island of Tarut. — Arab Gulf J. Scient. Res. **15**: 733-766.

AL-RASHEID K.S. & FOISSNER W. (1999): Cultivation and feeding of *Sultanophrys arabica* and *Tracheloraphis* sp. (Ciliophora, Karyorelictea). — J. Euk. Microbiol. (in press).

BARDELE C.F. & KLINDWORTH T. (1996): Stomatogenesis in the karyorelictean ciliate *Loxodes striatus*: a light and scanning microscopical study. — Acta Protozool. **35**: 29-40.

BAROIN-TOURANCHEAU A., DELGADO P., PERASSO R. & ADOUTTE A. (1992): A broad molecular phylogeny of ciliates: identification of major evolutionary trends and radiations within the phylum. — Proc. Nat. Acad. Sci. USA **89**: 9764-9768.

BOCK K.J. (1952): Über einige holo- und spirotriche Ciliaten aus den marinen Sandgebieten der Kieler Bucht. — Zool. Anz. **149**: 107-115.

BODIAN D. (1937): The staining of paraffine sections on nervous tissues with activated protargol. The role of fixatives. — Anat. Rec. **69**: 153-162.

BORROR A.C. (1963): Morphology and ecology of the benthic ciliated protozoa of Alligator Harbor, Florida. — Arch. Protistenk. **106**: 465-534.

BORROR A.C. (1972): Tidal marsh ciliates (Protozoa): morphology, ecology, systematics. — Acta Protozool. **10**: 29-72.

BÜTSCHLI O. (1876): Studien über die ersten Entwicklungsvorgänge der Eizelle der Zellteilung und die Conjugation der Infusorien. — Abh. Senckenberg. Naturforsch. Ges. Frankfurt **10**: 213-452.

CALKINS G.N. (1926): Biology of the Protozoa. — Lea & Febiger, Philadelphia, 623 pp.

CAREY P.G. (1992): Marine interstitial ciliates. — Chapman & Hall, London, 351 pp.

CHATTON E. & LWOFF A. (1930): Imprégnation, par diffusion argentique, de l'infraciliature des ciliés marins et d'eau douce, après fixation cytologique et sans dissécation. — C. R. Acad. Sci., Paris **104**: 834-836.

CORLISS J.O. (1974): Remarks on the composition of the large ciliate class Kinetofragminophora de PUYTORAC et al, 1974, and recognition of several new taxa therein, with emphasis on the primitive order Primociliatida n. ord. — J. Protozool. **21**: 207-220.

CORLISS J.O. (1979): The ciliated protozoa. — Pergamon Press, Oxford, New York, 455 pp.

DELAMARE-DEBOUTTEVILLE C. (1960): Biologie des eaux souterraines littorales et continentales. — Hermann, Paris, 740 pp.

DRAGESCO J. (1954a): Diagnoses préliminaires de quelques ciliés psammophiles nouveaux. — Bull. Soc. Zool. Fr. **79**: 57-62.

DRAGESCO J. (1954b): Diagnoses préliminaires de quelques ciliés nouveaux des sables. — Bull. Soc. Zool. Fr. **79**: 61-70.

DRAGESCO J. (1960): Ciliés mésopsammiques littoraux systématique, morphologie, écologie. — Trav. Stat. Biol. Roscoff (N.S.) **12**: 1-356.

DRAGESCO J. (1962): L'orientation actuelle de la systématique des ciliés et la technique d'imprégnation au protéinate d'argent. — Bull. Micr. appl. (série II) **11**: 49-58.

DRAGESCO J. (1963): Compléments à la connaissance des ciliés mésopsammiques de Roscoff. I. Holotriches. — Cah. Biol. Mar. **4**: 91-119.

DRAGESCO J. (1996): Infraciliature et morphométrie de cinq espèces de ciliés mésopsammiques méditeranéens. — Cah. Biol. Mar. **37**: 261-293.

DRAGESCO J. (1999): Contribution à la connaissance des Trachelocercia (Ciliophora, Karyorelictea) : infraciliature, morphométrie. — Ann. Sci. Nat. Paris. **1**: 1-38.

DRAGESCO J. & DRAGESCO-KERNÉIS A. (1986): Ciliés libres de l'Afrique intertropicale. — Faune Tropicale n° XXVI, Orstom, Paris, 559 pp.

FAURÉ-FREMIET E. (1950): Ecologie des ciliés psammophiles littoraux. — Biol. Bull., Woods Hole **84**: 36-75.

FAURÉ-FREMIET E. (1951): The marine sand-dwelling ciliates of Cape Cod. — Biol. Bull., Woods Hole **100**: 59-70.

FAURÉ-FREMIET E. (1954): Reorganisation de type endomixique chez les ciliés Loxodidae et chez les *Centrophorella*. — J. Protozool. **1**: 20-27.

FAURÉ-FREMIET E. (1970): A propos de la note de M. Thomas NJINÉ sur le cilié *Loxodes magnus*. — C. R. Acad. Sci., Paris **270** (Série D): 523-524.

FENCHEL T. (1968): The ecology of marine microbenthos. II. The food of marine benthic ciliates. — Ophelia **5**: 73-121.

FENCHEL T. (1969): The ecology of marine microbenthos. IV. Structure and function of the benthic ecosystem, its chemical and physical factors and the microfauna communities, with special reference to the ciliated protozoa. — Ophelia **6**: 1-182.

FJELD P. (1955): On some marine psammobiotic ciliates from Drøbak (Norway). — Nytt. Mag. Zool. **3**: 5-65.

FOISSNER W. (1995): *Kentrophoros* (Ciliophora, Karyorelictea) has oral vestiges: a reinvestigation of *K. fistulosus* (FAURÉ-FREMIET, 1950) using protargol impregnation. — Arch. Protistenk. **146**: 165-179.

FOISSNER W. (1996a): The infraciliature of *Cryptopharynx setigerus* KAHL, 1928 and *Apocryptopharynx hippocampoides* nov. gen., nov. spec. (Ciliophora, Karyorelictea), with an account on evolution in loxodid ciliates. — Arch. Protistenk. **146**: 309-327.

FOISSNER W. (1996b): Updating the trachelocercids (Ciliophora, Karyorelictea). II. *Prototrachelocerca* nov. gen. (Prototrachelocercidae nov. fam.) with a redescription of *P. fasciolata* (SAUERBREY, 1928) nov. comb. and *P. caudata* (DRAGESCO & RAIKOV, 1966) nov. comb. — Europ. J. Protistol. **32**: 336-355.

FOISSNER W. (1996c): A redescription of *Remanella multinucleata* (KAHL, 1933) nov. gen., nov. comb. (Ciliophora, Karyorelictea), emphasizing the infraciliature and extrusomes. — Europ. J. Protistol. **32**: 234-250.

FOISSNER W. (1998): The karyorelictids (Protozoa, Ciliophora), a unique and enigmatic assemblage of marine, interstitial ciliates: a review emphasizing ciliary patterns and evolution. — In: COOMBS G.H., VICKERMAN K., SLEIGH M.A. & WARREN A. (Eds.): Evolutionary relationships among protozoa. Chapman & Hall, London, 305-325.

FOISSNER W. & DRAGESCO J. (1996a): Updating the trachelocercids (Ciliophora, Karyorelictea). I. A detailed description of the infraciliature of *Trachelolophos gigas* n.g. n.sp. and *T. filum* (DRAGESCO & DRAGESCO-KERNÉIS, 1986) n. comb. — J. Euk. Microbiol. **43**: 12-25.

FOISSNER W. & DRAGESCO J. (1996b): Updating the trachelocercids (Ciliophora, Karyorelictea). III. Redefinition of the genera *Trachelocerca* EHRENBERG and *Tracheloraphis* DRAGESCO and evolution in trachelocercid ciliates. — Arch. Protistenk. **147**: 43-91.

FOISSNER W. & AL-RASHEID K.A.S. (1999): Updating the trachelocercids (Ciliophora, Karyorelictea). VI. A detailed description of *Sultanophrys arabica* nov. gen., nov. spec. (Sultanophryidae nov. fam.). — Eur. J. Protistol **35**: 146-160.

GRELL K.G. (1962) : Morphologie und Fortpflanzung der Protozoa. — Fortsch. Zool. **14**: 1-85.

HAMMERSCHMIDT B., SCHLEGEL M., LYNN D.H., LEIPE D.D., SOGIN M.I. & RAIKOV I.B. (1996): Insight into the evolution of nuclear dualism in the ciliates revealed by phylogenetic analysis of rRNA sequences. — J. Euk. Microbiol. **43**: 225-230.

HARTWIG E. (1980): A bibliography of the interstitial ciliates (Protozoa): 1926-1979. — Arch. Protistenk. **123**: 422-438.

HIRT R.P., DYAL P.L., WILKINSON M., FINLAY B., ROBERTS D.M. & EMBLEY T.M. (1995): Phylogenetic relationships among karyorelictids and heterotrichs inferred from small subunit rRNA sequences: resolution at the base of the ciliate tree. — Mol. Phylog. Evol. **4**: 77-87.

International Commission of Zoological Nomenclature (1985): International Code of Zoological Nomenclature. 3rd Ed. — Univ. Calif. Press. Berkeley, Los Angeles. 338 pp.

KAHL A. (1932): Urtiere oder Protozoa I: Wimpertiere oder Ciliata (Infusoria). 3. Spirotricha. — Tierwelt **25**: 399-650.

KAHL A. (1933): Ciliata libera et ectocomensalia. — Tierwelt Nord und Ostsee **23** (Teil II, C3): 29-146.

KLEIN B.M. (1926): Ergebnisse mit einer Silbermethode bei Ciliaten. — Arch. Protistenk. **56**: 243-279.

KLINDWORTH T. & BARDELE C.F. (1996): The ultrastructure of the somatic and oral cortex of the karyorelictean ciliate *Loxodes striatus*. — Acta Protozool. **35**: 13-28.

LOM J. (1962): Morphogenesis of the buccal ciliature in a peritrichous ciliate *Telotrochidium* sp. — J. Protozool. (Suppl). **9**: 26.

LYNN D.H. (1988): Cytoterminology of cortical components of ciliates: somatic and oral kineties. — BioSystems **21**: 299-307.

LYNN D.H. (1991): The implications of recent descriptions of kinetid structure to the systematic of the ciliated protists. — Protoplasma **164**: 123-142.

NERAD T.A., DAGGETT P.M. & SMALL E.B. (1992): Cultivation of selected karyorelicteans. — In: LEE J.J. & SOLDO A.T. (Eds.): Protocols in Protozoology, Soc. Protozool. Lawrence (USA), A-41.1.

NJINE T. (1970): Structure et morphogenèse buccale chez le cilié holotriche *Loxodes magnus* STOKES 1887. — C. R. Acad. Sci., Paris. **270**: 519-522.

NOODT W. (1974): Anpassung an interstitielle Bedingungen: ein Faktor in der Evolution höherer Taxa des Crustacea. — Faun. Ökol. Mittl. **4**: 445-452.

NOUZARÈDE M. (1965): Etude de quelques ciliés mésopsammiques de la famille des Geleidae KAHL. II. — Conf. Int. Protozool. Progress in Protozoology. Excepta Medica Int. Congres Series **91**: 248.

NOUZARÈDE M. (1966): Ultrastructure des formations superficielles de *Geleia orbis* FAURÉ-FREMIET. — Microscopie **5**: 69.

NOUZARÈDE M. (1975): Sur un nouveau genre de protozoaires ciliés géants mésopsammiques appartenant à la famille des Geleidae, KAHL. — C. R. Acad. Sci., Paris **280** (Série D): 625-628.

NOUZARÈDE M. (1977): Cytologie fonctionnelle et morphologie expérimentale de quelques protozoaires ciliés mésopsammiques géants de la famille des Geleidae (KAHL). — Bull. Stat. Biol. Arcachon, N.S. **28** (Suppl., year 1976): Vol I., IX+ 315 pp. and Vol II., plates.

NOUZARÈDE M. & PAINLEVE J. (1969): Le genre *Geleia* KAHL (Ciliés holotriches mésopsammiques). Film 16 mm, sonore, 10 min. III. — Conf. Intern. Protozool. Leningrad, Progress in Protozool. Paris: 385.

ORIAS E.O. (1991): On the evolution of the karyorelictid ciliates life cycle: heterophasic ciliates and the origin of ciliate binary fission. — BioSystems **25**: 67-37.

PUYTORAC P. de (1994): Classe des Karyorelictea CORLISS, 1974. — In: GRASSE P.P. (Ed.): Traité de Zoologie, Masson, Paris **2** (2): 21-34.

PUYTORAC P. de, RAIKOV I. & NOUZARÈDE M. (1973): Particularités des ultrastructures corticales et buccales du cilié marin *Geleia nigriceps*, KAHL. — C. R. Soc. Biol., Paris **167**: 986.

RAIKOV I.B. (1955): Division and reorganisation processes in the ciliate *Trachelocerca phoenicopterus* COHN (Holotricha). — Zool. Zh. **34**: 747-759.

RAIKOV I.B. (1957): Nuclear apparatus and its reorganisation during the fission cycle in the infusorian *Trachelocera margaritata* (KAHL) and *T. dogieli* sp. n. (Holotricha). — Zool. Zh. **36**: 344-359.

RAIKOV I.B. (1960): La faune interstitielle des infusoires du littoral sableux de la baie Dalniye Zelentzy, Mourmanie orientale. — Trav. Inst. Biol. Mar. Mourmansk **2**: 172-185.

RAIKOV I.B. (1962): Les ciliés mésopsammiques du littoral de la mer Blanche (URSS) avec une description de quelques espèces nouvelles ou peu connues. — Cah. Biol. Mar. **3**: 325-361.

RAIKOV I.B. (1963): The nuclear apparatus of the holotrichous ciliate *Geleia orbis* FAURÉ-FREMIET and *G. murmanica* RAIKOV. — Acta Protozool. **1**: 21-30.

RAIKOV I.B. (1969): The macronucleus of ciliates. — In: CHEN T.D. (Ed.): Research in Protozoology. Pergamon Press, London, New York, 128 pp.

RAIKOV I.B. (1984): Fine structure of the nuclear apparatus of the marine psammobiotic ciliate *Geleia orbis*, FAURÉ-FREMIET (Karyorelictida). — Arch. Protistenk. **128**: 231-252.

RAIKOV I.B. (1992): Unusual extrusive organells in karyorelictid ciliates, an argument for the ancient origin of this group. — BioSystems **28**: 195-201.

RAIKOV I.B. (1994): The nuclear apparatus of some primitive ciliates, the karyorelictids: structure and divisional reorganisation. — Boll. Zool. **61**: 19-28.

RAIKOV I.B., GERASIMOVA-MATVEJEVA Z.P. & de PUYTORAC P. (1975): Cytoplasmic fine structure of the marine psammobiotic ciliate *Tracheloraphis dogieli* RAIKOV. I. Somatic infraciliature and cortical organelle. — Acta Protozool. **14**: 17-42.

REMANE A. (1933): Verteilung und Organisation der benthonisches Mikrofauna der Kieler Bucht. — Wiss. Meeresunters. **21**: 161-221.

RICCI N., SANTANGELO G. & LUPORINI P. (1982): Researches on the coast of Somalia. Sand-dwelling ciliates. — Monit. Zool. Ital. (N.S., Suppl. XVII) **4**: 115-148.

SAUERBREY E. (1928): Beobachtungen über einige neue oder wenig bekannte marine Ciliaten. — Arch. Protistenk. **62**: 355-407.

SPIEGEL A. (1926): Einige neue marine Ciliaten. — Arch. Protistenk. **50**: 184-190.

STERRER W. (1973): Plate tectonics as a mechanism for dispersal and speciation in interstitial fauna. — Neth. Jour. Sea Res. **7**: 200-222.

TUFFRAU M. (1964): Quelques variantes techniques de l'imprégnation des ciliés par le protéinate d'argent. — Arch. Zool. Exp. Gén. **104**: 186-190.

WESTHEIDE W. (1987): Progenesis as a principle in meiofauna evolution. — J. Nat. Hist. **21**: 843-854.

WESTHEIDE W. (1990): Polychaetes: Interstitial families. — In: KERMAK D.M. & BARNES R.S.K. (Eds.): Synopsis of the British Fauna (New Series), Univ. Book Serv. n° **44**: 1-6.

WILBERT N. (1975): Eine verbesserte Technik des Protargolimprägnation für Ciliaten. — Mikrokosmos **64**: 171-179.

Address of the author: Jean DRAGESCO
Laboratoire prive A. van Leeuwenhoeck
394, Bd du Grand Devois
34980 Saint-Clément-de-Rivière
France